Über Zellumlagerung

Ein Beitrag zur experimentellen Anatomie

Inaugural-Dissertation

der mathematischen und naturwissenschaftlichen Fakultät
der Kaiser-Wilhelms-Universität Straßburg i. Els.

zur Erlangung der Doktorwürde

vorgelegt von

Fritz Neeff
aus Stuttgart

ACAD.
LUGD. BAT.
BIBL.

Mit 1 Tafel und 32 Abbildungen

Jena
Verlag von Gustav Fischer
1914

Über Zellumlagerung

Ein Beitrag
zur experimentellen Anatomie

Inaugural-Dissertation

der mathematischen und naturwissenschaftlichen Fakultät
der Kaiser-Wilhelms-Universität Straßburg i. Els.
zur Erlangung der Doktorwürde

vorgelegt von

Fritz Neeff
aus Stuttgart

ACAD.
LUGD. BAT.
BIBL.

Mit 1 Tafel und 32 Abbildungen

Jena
Verlag von Gustav Fischer
1914

Herrn

Prof. Dr. Hermann von Vöchting

in Verehrung und Dankbarkeit

gewidmet

vom Verfasser

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548002_0095

Inhaltsübersicht.

Seite

Einleitung 1

I. Die Umlagerung der Zellen an Verzweigungen nach Dekapitierung des Haupttriebs 2

Die Versuche 2

Die histologische Untersuchung 3

A. Die Vorgänge der Umlagerung im allgemeinen 3

B. Die Einzelheiten der Umlagerung 5

1. Die Umlagerung des Kambiums 6

2. Der Holzteil 30

3. Der Bastteil 40

II. Die Zellumlagerung an Verzweigungen nach Verlust des Haupttriebs bei Trauerbäumen und bei sympodialem Wachstum 51

III. Die Zellumlagerung an queren, schiefen, schraubigen und Längswunden . 54

IV. Die Zellumlagerung an umgekehrten Pflanzen 65

Zusammenfassung der Ergebnisse und Schluß 74

Über Zellumlagerung.

Ein Beitrag zur experimentellen Anatomie.

Von

Fritz Neeff.

Mit 1 Tafel und 32 Abbildungen.

Einleitung.

Der vorliegenden Untersuchung liegt eine Beobachtung zugrunde, die vor Jahren von Prof. Jost an Bäumen, besonders an Aesculus Hippocastanum, gemacht wurde: durch Dekapitation des Haupttriebes kann in diesem an der Verzweigungsstelle die Richtung der Holzelemente, die ursprünglich eine der Achse des Haupttriebs parallele war, sich derart ändern, daß die Fasern jetzt in der Richtung des Seitentriebs verlaufen. Diese Beobachtung regte den Wunsch an, weiter nachzuforschen, wie denn solche Lageveränderungen ganzer Gewebe zustande kommen, wie im besonderen die einzelnen Zellen sich verschieben müssen, um in ihre neue Lage zu gelangen. Die Aufgabe der Untersuchung war also zunächst eine rein beschreibend anatomische. Durch möglichst getreue Beobachtung der Kambiumzellen und ihrer Tochterzellen wurde bei dem der Dekapitation folgenden Dickenwachstum die Umlagerung Schritt für Schritt verfolgt. Auf diese Weise hoffte ich einen Einblick in die oft verwickelten Verhältnisse zu bekommen, der es mir weiterhin ermöglichen konnte, einem kausalen Zusammenhang für die verschiedenartigen Erscheinungen der Zellumlagerung nachzugehen, wie sie sich im Verlauf weiterer Versuche zeigten. Bei der Verfolgung dieser Vorgänge ergaben sich mannigfache Beziehungen zu früheren Arbeiten anderer Autoren. Besonders knüpfte ich an die Untersuchungen von de Vries über Wundholz an, an Vöchtings Arbeiten über die Polarität

der Zellen und an die Arbeiten von Krabbe und Jost, die auf die Vorgänge des gleitenden Wachstums bei Zellverschiebungen hingewiesen haben.

I. Die Umlagerung der Zellen an Verzweigungen nach Dekapitierung des Haupttriebs.

Die Versuche.

In den Jahren 1912 und 1913 wurden im Straßburger botanischen Garten Versuche an Bäumen, in zwei Fällen auch an krautigen Pflanzen ausgeführt. Die Versuchspflanzen waren:

Tilia americana	Picea excelsa
Tilia platyphyllos	Populus pyramidalis
Aesculus Hippocastanum	Ricinus communis
Acer platanoides	Phytolacca icosandra
Salix babylonica	

Die Wahl der Holzgewächse war in erster Linie durch eine geringe Härte des Holzes bestimmt, womit technische Schwierigkeiten bei der späteren mikroskopischen Untersuchung vermieden waren. Die Operationen nahm ich teils zur Zeit des Dickenwachstums, teils kurz vor Eintritt desselben vor. An den Verzweigungsstellen wurde jedesmal der Haupttrieb dekapitiert und der Seitentrieb stehen gelassen. In einzelnen Fällen verfuhr ich umgekehrt und ließ nach Dekapitation des Seitentriebs den Haupttrieb stehen. Zu diesen Operationen wählte ich nur ganz normale und stark wachsende Triebe. Die Zweige der Holzpflanzen waren in der Regel mehrjährige. Ich vermied es, durch mehrere Dekapitationen am gleichen Stamm dessen Wachstum zu hemmen.

Die Entfernungen der Dekapitationsstelle über der Verzweigung wählte ich verschieden. Entweder dekapitierte ich den Trieb unmittelbar über der Verzweigungsstelle oder in Entfernungen von 2 bis 30 cm von ihr. Die Schnittstellen wurden mit Baumwachs verklebt. Blieb von dem dekapitierten Trieb ein längerer Stumpf über die Verzweigungsstelle hinaus stehen, so dorrte dieser Teil in der Regel allmählich bis zur Verzweigungsstelle herunter ab. In anderen Fällen, in denen ich an dem Zweigstumpf noch kleine Seitentriebe oder Adventivtriebe stehen ließ, blieb das Stammstück am Leben oder dorrte

höchstens bis zu einem dieser kurzen Seitensprosse ab. Das Dickenwachstum des Stumpfes wird durch die Dekapitation sehr beeinträchtigt. Nach Verlauf bestimmter Zeitabschnitte, nach eins, zwei, drei und mehr Wochen und Monaten wurden die Versuchsobjekte zur Untersuchung weggenommen. Dadurch hoffte ich alle wichtigen Entwicklungszustände der umgelagerten Zellen zu erhalten.

Die histologische Untersuchung.

A. Die Vorgänge der Umlagerung im allgemeinen.

Löste ich an Verzweigungsstellen, an denen eine Dekapitation des Haupttriebs einige Zeit vorher vorgenommen worden war,

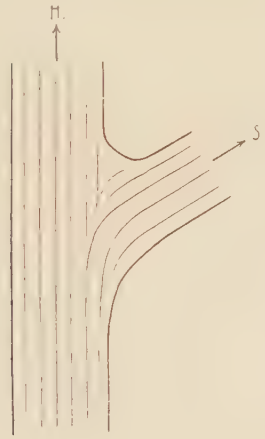


Fig. 1.

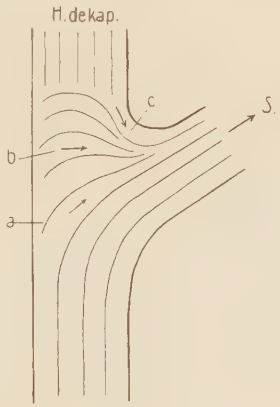


Fig. 2.

Fig. 1. Normale Verzweigung eines Astes von Tilia amer.; schematisch dargestellt. Die Elemente des Holzes, in Tangentialansicht nach Ablösung der Rinde, verlaufen im Haupttrieb (H.) parallel dessen Längsachse; die Elemente des Seitentriebs (S.) gehen am Astansatz in die des Haupttriebs über.

Fig. 2. Faserverlauf im Holz in Tangentialansicht an der Verzweigungsstelle nach Dekapitation des Haupttriebs (H.); schematisch dargestellt. Die Elemente des Haupttriebs haben sich am Astansatz in die Richtung des Seitentriebs (S.) umgelagert, bei a um 45°, bei b um 90°, bei c um 180°.

die Rinde sorgsam ab, so bemerkte ich bei allen meinen Versuchspflanzen, daß im Kambium der Faserverlauf nicht mehr der ursprünglich normale war. Die Kambiumzellen, die dem

Haupttrieb angehörten, hatten nicht mehr ihre frühere zur Achse des Haupttriebs parallele Richtung, sondern sie waren jetzt in der Richtung des Seitentriebs orientiert (vgl. Fig. 1 mit Fig. 2). Diese Umlagerung der Kambiumzellen findet im allgemeinen in einer bestimmt begrenzten Region der Verzweigungsstelle statt, die ungefähr von der Höhe des oberen bis herunter zum unteren Astwinkel reicht. Sie beginnt zuerst an den dem Seitentrieb zunächst gelegenen Stellen des Haupttriebs und schreitet von dort immer weiter nach den Seiten hin fort. An den Stellen des dekapitierten Haupttriebs, die dem Seitentrieb abgewandt sind, lagern sich die Zellen am spätesten um. Dort findet sich auch die Grenzregion, wo sich die einen Zellen nach rechts, die anderen nach links dem Seitentrieb zuwenden. Es bildet sich also hier eine Scheitelung der Zellen ähnlich der, wie sie bei Zellumlagerungen unterhalb von Längswunden auftritt (vgl. S. 57).

Die Zeitdauer der Umlagerung ist zunächst einmal von der Schnelligkeit des Dickenwachstums abhängig. Die Umlagerung geht besonders rasch bei den Versuchspflanzen vor sich, die starkes Dickenwachstum aufweisen. So konnte ich im Lauf eines Sommers eine völlige Umlagerung der Zellen an Tilia, Aesculus Hippocastanum, Acer, Populus pyramidalis, Ricinus communis beobachten; bei Picea excelsa konnte ich nach drei Monaten erst die Anfänge der Umlagerung feststellen. An einem schon seit zwei Jahren dekapitierten Gipfeltrieb von Picea excelsa, an dem sich ein Seitentrieb negativ geotropisch aufgerichtet und den Gipfel ersetzt hatte, war an der Verzweigungsstelle eine völlige Umlagerung der Kambiumzellen in der Richtung des Seitentriebs vor sich gegangen.

Für die Schnelligkeit der Umlagerung kommt außerdem das Größenverhältnis von Haupt- und Seitentrieb in Betracht. Ist der Haupttrieb sehr stark, der Seitentrieb hingegen nur schwach entwickelt, so erstreckt sich die Umlagerung nur ganz allmählich auf weitere Regionen des Haupttriebs. Bei gleich starker Entwicklung von Haupt- und Seitentrieb erfolgt sie sehr viel schneller. Ist vollends der Haupttrieb bedeutend schwächer entwickelt als der Seitentrieb, so ist die Umlagerung nach kurzer Zeit erreicht.

Weiterhin ist für die Zeitdauer der Umlagerung insbesondere die Entfernung der Dekapitationsstelle von der Verzweigungsstelle von Bedeutung. Ist die Dekapitation unmittelbar über der Verzweigungsstelle vorgenommen worden, so gehen die Elemente sehr rasch in die neue Richtung über. Bleibt aber ein längeres Stammstück des Haupttriebs über der Verzweigungsstelle stehen, so schreitet die Umlagerung langsamer voran und erreicht ihren Abschluß erst, nachdem das Stammstück bis herab zur Verzweigungsstelle abgedorrt ist. Trägt jedoch der stehengebliebene Stumpf des Haupttriebs kleine Seitentriebe und bleibt er infolgedessen am Leben, so geht die Umlagerung noch langsamer vor sich. Ein größerer Teil der Kambiumzellen behält in solchen Fällen die alte Richtung parallel der Achse des Haupttriebs bei. Besonders fiel dann auf, daß an der dem Seitensproß abgewandten Seite der Verzweigungsstelle gar keine Umlagerung der Elemente eintritt; dort bleiben die Kambiumzellen in der Richtung des Haupttriebs orientiert.

Der Faserverlauf der Kambiumzellen ist während der Umlagerung ein unregelmäßiger, wellig geschlängelter, nach völliger Umlagerung und Herstellung normaler Verhältnisse wieder ein gestreckter. In leicht gekrümmtem Bogen verlaufen die Kambialfasern des Haupttriebs in die Richtung des Seitentriebs und stellen auf diese Weise einen normalen Anschluß des letzteren an die Basis des Hauptsprosses her.

B. Die Einzelheiten der Umlagerung.

Die einzelnen Vorgänge der Umlagerung untersuchte ich in der Hauptsache bei Tilia. Schon die Mehrzahl meiner Versuche hatte ich an Zweigstücken von Tilia ausgeführt, so daß mir zur anatomischen Untersuchung von diesem Objekt reichlich Material zur Verfügung stand.

Zunächst berichte ich über meine Beobachtungen, die sich auf die Vorgänge im Kambium beziehen. Denn die Umlagerung der Zellen geht zum größten Teil im Kambium vor sich. Aus den einzelnen zur Untersuchung kommenden Zuständen im Kambium konnte durch Vergleich ein Gesamtbild der Umlagerung gewonnen werden. Außerdem

aber konnte durch Studien von Serienschnitten aus der Gestalt fertiger Holz- oder Bastelemente, die aus einer bestimmten Kambiumzelle sich gebildet hatten, ein Schluß gezogen werden, wie diese Kambiumzelle früher ausgesehen hatte. Im allgemeinen wird ja die Gestalt und Lage der Holz- und Bastelemente schon im Kambium bestimmt; auf nachfolgende Änderungen komme ich im Abschnitt 2 und 3 zurück.

1. Die Umlagerung des Kambiums.

Die Untersuchung führte ich meist an tangentialen Serienschnitten aus und wählte dabei solche Schnitte aus, die möglichst in der kambialen Zone verliefen. Die Entscheidung, ob ich auch wirkliche kambiale Zellen oder deren Tochterzellen im Holz- oder Siebteil vor mir hatte, war anfangs nicht immer leicht. Durch die fortgesetzte Bemühung und Übung bei der Herstellung der Schnittserien gelang es jedoch mit der Zeit, auch auf tangentialen Schnitten mit ziemlicher Sicherheit die Kambiumzone festzustellen. Ich achtete dabei einerseits auf die Skulptur und andererseits auf die Färbbarkeit der Zellwand. Insbesondere wandte ich die Färbung mit Rutheniumrot an, durch das die Kambiumzellwände eine tief weinrote Farbe annehmen, während die Zellen des Holzteils sich entweder gar nicht oder nur sehr schwach färben. So tritt der Übergang vom Kambium zum Holzteil sehr schön hervor. Als Gegenfärbung für den Holzteil diente mir Gentianaviolett.

Zunächst untersuchte ich die ersten Veränderungen, die nach der Dekapitation des Haupttriebs in den Kambiumzellen unterhalb der Schnittstelle und an der Verzweigungsstelle auftreten. Unterhalb der Dekapitationsstelle fand ich schon nach kurzer Zeit die Kambiumzellen quer geteilt. Solche Querteilungen konnte ich an der Verzweigungsstelle jedoch nur in solchen Kambiumzellen beobachten, die in der Richtung des dekapitierten Haupttriebs orientiert sind, nicht aber in denen, die schon vor der Operation der Richtung des Seitentriebs angehören, auch wenn die letzteren noch in die senkrechte Projektion der Wundfläche fallen. Unmittelbar und in kurzer Entfernung unter der Dekapitationsstelle sind die Kambiumzellen durch sieben und mehr Querwände geteilt, so daß kurze

Zellen entstehen, die sich an den Ecken etwas abrunden und in ihrer polyedrischen Gestalt von den dazwischen liegenden Markstrahlzellen nicht mehr zu unterscheiden sind. Unterhalb von einfachen, rasch vernarbenden Querwunden verhalten sich die Kambiumzellen ganz ähnlich. Die Zahl der Querteilungen in den Kambiumzellen nimmt, wie schon de Vries festgestellt hat, mit zunehmender Entfernung von der Schnittstelle ab. In Entfernungen von 2 bis 3 cm sind die Zellen meist durch fünf oder drei Querwände geteilt, noch weiter entfernt nur noch durch eine Querwand. In 7 cm Entfernung und mehr finden sich keine Querteilungen mehr.

An den Verzweigungsstellen erfährt das Verhalten der Kambiumzellen auf die Dekapitation hin eine Änderung, da sich außer der Dekapitation auch ein Einfluß des Seitensprosses geltend macht. Je nach der Länge des stehengebliebenen Stumpfes des Haupttriebs äußert sich dieser Einfluß verschieden. Zur Schilderung dieser Verhältnisse greife ich drei charakteristische Fälle heraus:

1. Der Stumpf ist etwa 1 bis 2 cm lang. In 4 cm Entfernung von der Dekapitationsstelle sind die Kambiumzellen an der Verzweigungsstelle noch vier- bis sechsfach geteilt. Gegenüber einfachen Querwunden bedeutet dies eine erhebliche Zunahme der Querteilungen unterhalb der Schnittstelle.

2. Der Stumpf ist 5 cm lang. Die Kambiumzellen an der Verzweigungsstelle weisen sogar noch in 7 cm Entfernung unterhalb der Schnittstelle zahlreiche Querteilungen auf, während im allgemeinen unterhalb einfacher Querwunden in dieser Entfernung keine Querteilungen mehr auftreten.

3. Der Haupttrieb ist in einer Entfernung von 30 cm über der Verzweigungsstelle dekapitiert worden. Es blieben am Stumpf des Haupttriebs zwei schwache Seitentriebe stehen, und im Verlauf einiger Wochen bildeten sich außerdem noch zwei Adventivtriebe. Als ich nach vier Monaten den Zweig zur Untersuchung wegnahm, war das stehengebliebene 30 cm lange Stück des Haupttriebs völlig gesund erhalten. An der Dekapitationsstelle war ein kleiner Kallus entstanden, in dessen unmittelbarer Nähe ein Adventivtrieb sich entwickelt hatte. Unterhalb der Wunde in der Nähe des Kallus hatten die

Kambiumzellen durch viele Querteilungen isodiametrische Gestalt angenommen. Jedoch in 6 cm Entfernung unterhalb der Wunde hörten die Querteilungen auf. Sie fanden sich an dem 30 cm langen Zweigstück des Haupttriebs nicht mehr bis zu der Ansatzstelle des Seitentriebs. Von hier ab abwärts an der Verzweigungsstelle treten mit einem Male wieder Querteilungen auf. Meist waren die Kambiumzellen durch drei Querwände geteilt. Unterhalb der Verzweigungsstelle fehlten die Querteilungen wieder ebenso wie über ihr.

Aus diesen Beobachtungen ergab sich, daß der Seitentrieb nach der Dekapitation des Haupttriebs auf die Kambiumzellen des letzteren an der Verzweigungsstelle einen Reiz ausübt, der Querteilungen der Kambiumzellen zur Folge hat. Dieser Reiz kann sich in doppelter Weise bemerkbar machen: Erstens werden die Querteilungen in den Kambiumzellen, soweit sie schon als unmittelbare Folge der Dekapitation auftreten, noch vermehrt und beschleunigt, zweitens werden Querteilungen an der Verzweigungsstelle als neue Erscheinung hervorgerufen, wo sie als direkte Folge der Dekapitation nicht auftreten.

Der nächste Schritt zur Umlagerung ist, daß die Kambiumteilzellen sich gegeneinander abrunden und dadurch als einzelne selbständige Teilzellen erkennbar werden. Unmittelbar nach den Querteilungen ist die Kambiummutterzelle noch deutlich in ihrem Umriß kenntlich. Es verändert sich jedoch dieses Bild sofort, wenn die Kambiumteilzellen nicht mehr ihre bisher rechteckige Gestalt behalten, sondern durch gegenseitige Abrundung meist ovale Formen annehmen. Bei dieser Abrundung verschieben sich die Wände der Nachbarteilzellen derart gegeneinander, daß sie übereinander greifen.

Diesen rasch aufeinanderfolgenden Form- und Lagewechsel der Kambiumteilzellen konnte ich durch vergleichende Betrachtung von Serienschnitten genauer verfolgen. Fig. 3 und 4 geben zwei aufeinanderfolgende Tangentialschnitte wieder. Fig. 3 zeigt einen Tangentialschnitt durch die jüngsten vor der Dekapitation gebildeten Holzelemente. Die Zellen haben ihrem

Umriß nach noch ganz die Gestalt ihrer Kambiummutterzellen behalten. Infolge der Dekapitation sind jedoch zahlreiche Querwände aufgetreten. Fig. 4 gibt den nächsten Schnitt wieder, der das Kambium getroffen hat. Man sieht die Kambiumteilzellen, wie sie sich nach den Querteilungen abgerundet haben und zum Teil übereinandergreifen. Zum Beispiel greifen die Zellen a und b über d, d über e. Eine weiter fortgeschrittene Verschiebung hat zwischen den Zellen a, b und e

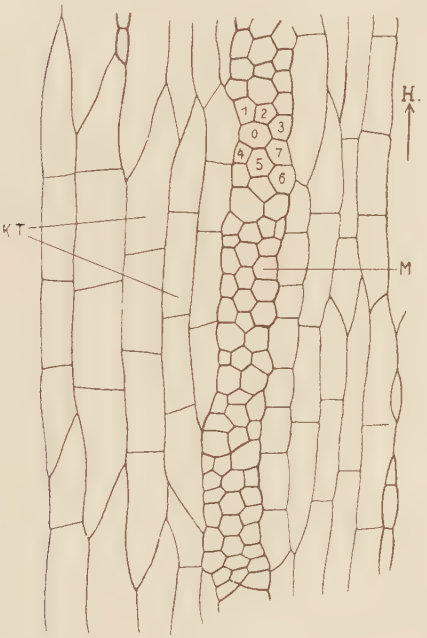


Fig. 3.

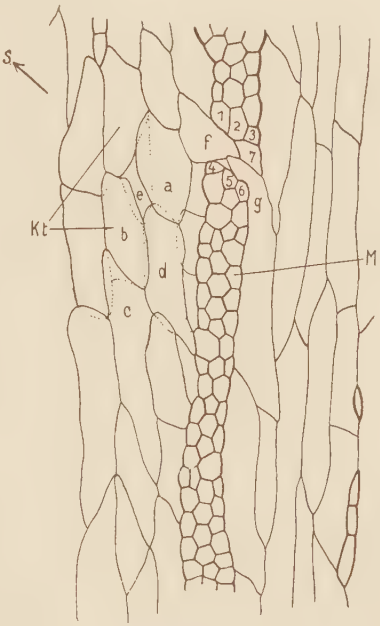


Fig. 4.

Fig. 3. Tilia amer. Tangentialschnitt durch die jüngsten vor der Dekapitation des Haupttriebs (H.) gebildeten Jungholzelemente. Der Faserverlauf dieser Kambiumtochterzellen (K. T.) in der Richtung des Haupttriebs. M. = Markstrahl. Vergr. 100mal.

Fig. 4. Tilia amer. Tangentialschnitt (auf Fig. 3 unmittelbar folgend) durch das Kambium nach der Dekapitation des Haupttriebs. Die Kambiumzellen haben sich quer geteilt, die Kambiumteilzellen (Kt.) haben sich zum Teil gegeneinander verschoben durch Aufrichten ihrer Querwände und darauffolgendes Spitzenwachstum in der Richtung des Seitentriebs (S.). Die Zellen f und g durchwachsen den Markstrahl (M.). Vergr. 100mal.

stattgefunden. Durch Übergreifen der Zellen a und b über e haben die ersteren sich so verschoben, daß sie nunmehr einander beinahe berühren. Beim Vergleich solcher Schnitte konnte ich bemerken, daß Zellwände und zum Teil ganze Zellen, die vor der Umlagerung nicht aneinander grenzten, nachher miteinander in Berührung kamen. Es finden also bei diesen Vorgängen Verschiebungen ganzer Zellen statt. Solche Verschiebungen weisen auf ein Gleiten der Zellen auf den Nachbarwänden in großer Ausdehnung hin. Wir haben hier die Anfänge von Wachstumsvorgängen vor uns, die bei den folgenden Prozessen der Umlagerung sich immer mehr bemerkbar machen, auf die ich an späterer Stelle daher ausführlicher zurückkommen werde.

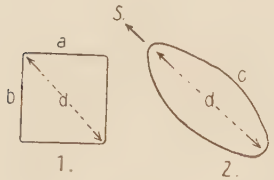
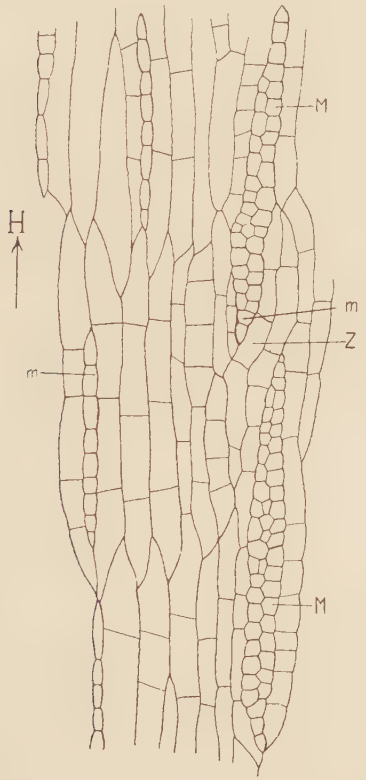


Fig. 5. Schema. Aus der Kambiumteilzelle 1 mit der Querwand a und der Längswand b entsteht durch Aufrichten der Querwände und Spitzenwachstum die Zelle 2 mit der neuen Längswand c. Die Zelle 2 hat dadurch die Richtung zum Seitentrieb (S.) in der Diagonale d angenommen.

Unmittelbar nach der Abrundung spitzen sich die meisten der Kambiumteilzellen immer mehr und mehr zu. Ihre Quer- und Längswände verschieben sich gegenseitig. Die bisherigen Querwände richten sich in die Richtung der Längswände auf und bilden somit einen Teil der Längswände. Vgl. z. B. in Fig. 4 die Zellen b und c oder in Fig. 7 die Zellen a und b. Besonders auffallend ist dieser Vorgang bei den sehr kurzen, mehr oder minder polyedrischen Teilzellen, deren Querwände die gleiche Länge haben wie die Längswände. Nach dem Aufrichten der Querwände bestehen die Längswände dieser kurzen Zellen zur Hälfte aus ihren früheren Querwänden. Fig. 5 zeigt schematisch, wie aus der Zelle 1 mit der Querwand a und der Längswand b die Zelle 2 mit der neuen Längswand c entsteht, so daß die Zelle 2 die Richtung ihrer Diagonale d als Längsachse annimmt. Schon durch dieses Aufrichten der Querwände bekommen die Zellen eine deutlich sichtbare schiefe Faserrichtung. Bilder von tangentialen Schnitten, auf denen zahlreiche schief gerichtete Wände sichtbar sind (vgl. Fig. 7 z. B. bei d) führen leicht zu der Täuschung, als ob in den

Kambiumzellen die Querteilungen in schiefer Richtung stattgefunden hätten. Diese Schrägstellung der Querwände ist aber stets eine sekundäre Erscheinung, bedingt durch die Zuspitzung der Teilzellen.

Bei der fortschreitenden Umlagerung macht sich nun besonders der Einfluß geltend, den der Seitentrieb auf die Richtung der sich verlängernden Elemente ausübt. Die Kambium-



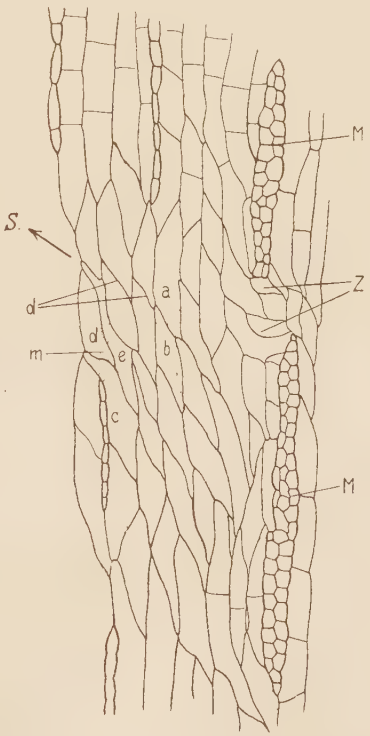


Fig. 6. Tilia amer. Tangentialschnitt durch die jüngsten vor der Dekapitation des Haupttriebs = H. gebildeten Jungholzelemente am Astansatz. Die Elemente verlaufen parallel der Richtung des Haupttriebs. Vergr. etwa 80mal.

Fig. 7. Tilia amer. Tangentialschnitt (auf Fig. 6 unmittelbar folgend) durch das Kambium am Astansatz nach der Dekapitation des Haupttriebs. Die Kambiumteilzellen haben schiefe Faserrichtung dem Seitentrieb = S. zu angenommen. Bei m und z sind Markstrahlzellen radial verdrängt. M. = Markstrahl. Vergr. etwa 80mal.

zellen suchen sich durch Spitzenwachstum in die neue Richtung, die durch den Seitensproß bestimmt ist, umzulagern. Die vielen, zunächst noch ziemlich kurzen schiefgerichteten Kambiumteilzellen bieten einen Anblick, als ob sie durch eine Strömung in der Richtung des Seitentriebs abgelenkt würden. Sie bekommen durch diese Richtungsänderung eine neue Längsachse, die mit ihrer ursprünglichen, dem Haupttrieb parallelen Längsachse einen Winkel bildet. Dieser Richtungswinkel ist natürlich je nach der Lage, die die Kambiumzellen an der Verzweigungsstelle einnehmen, ein sehr verschiedener. Für die Kambiumzellen in der Höhe des unteren Astwinkels beträgt er meist nur 10° bis 45°, in der Höhe des oberen Astwinkels sind es schon 90°, für die noch höher liegenden Zellen bald 135°, ja in manchen Fällen bis ca. 180°. In diesen letzteren Fällen ist also eine völlige Umkehrung der Zellen bei der Umlagerung nötig. Zur schrittweisen Verfolgung dieser Lageveränderungen waren natürlich die einfacheren Verhältnisse günstiger, wie sie sich bei Ablenkungen um einen kleineren Winkel von ca. 45° darboten. Ich werde daher zuerst auf diese eingehen.

Beim Spitzenwachstum der Kambiumteilzellen suchte ich durch Vergleich der Schnittserien Schritt für Schritt festzustellen, wie sich die einzelnen Zellen mit ihren Spitzen zwischen die Nachbarzellen einzwängen. In einzelnen Fällen erfolgt schon durch das beschriebene Aufrichten der Querwände eine Zuspitzung der Teilzellen, in anderen buchtet sich zunächst in einer Ecke ein Fortsatz der Zelle aus, der sich rasch zu einer Spitze verlängert. Bemerkenswert ist, daß die Zellen fast immer an ihren Enden, seltener an beliebigen Stellen der Seitenwände die Spitzen ausbilden, eine Erscheinung, die auf die polare Struktur der Zelle hinweist. Wir bekommen dann Bilder von auswachsenden Teilzellen (Fig. 7) ähnlich denen, die Miehe[1]) bei der Regeneration von Cladophorafäden beobachtete.

Der Weg, den die Zellspitze bei ihrem Vordringen nimmt, ist durch den Reiz des Seitentriebs bestimmt, jedoch außerdem von der Lage der Nachbarzellen abhängig. Befindet sich die Zellspitze gerade an einer Stelle, wo durch eine neu gebildete

[1]) Miehe, H., Ber. d. d. bot. Ges. 1905. **23**, 257. Vgl. Abbildung in Jost, Vorl. über Pflanzenphysiologie. 3. Aufl. 1913. S. 440.

Querwand zwei benachbarte Kambiumzellen aneinander grenzen, so krümmt sie sich in der Richtung des Seitentriebs, schiebt sich dabei zwischen diese Nachbarzellen ein und trennt sie voneinander. In anderen Fällen muß die Zellspitze zunächst der Längswand ihrer Nachbarzelle entlang gleiten, bis sie an eine Stelle kommt, wo sie sich seitlich krümmen und nach dem Seitentrieb zu weiterwachsen kann, indem sie sich nun ebenfalls zwischen Nachbarzellen einzwängt. So entstehen mannigfach, oft S-förmig gebogene Zellen, je nach den Windungen, in denen sich die Kambiumzellen zwischeneinander hindurch schlängeln.

Zu größeren Störungen im Faserverlauf kommt es trotz dieser vielfachen Zellbewegungen nicht, denn die Zellen folgen ihrer polaren inneren Struktur gemäß dem Richtungsreiz des Seitentriebs derart, daß stets die Sproßpole der sich verlängernden Kambiumzellen dem Seitentrieb zustreben, während die Wurzelpole polaren Anschluß basalwärts, also in der Richtung der Wurzel, suchen. Dieses Spitzenwachstum der Teilzellen ist also nicht ein bloßes Streckungsbestreben, sondern ein durch die polaren Eigenschaften der Zelle und den Richtungsreiz des Seitentriebs gelenktes Vordringen der Zellen.

Bei den Wandspaltungen, wie sie durch die vordringenden Zellspitzen fortgesetzt stattfinden, muß notwendig ein gleitendes Wachstum stattfinden. Es genügt nicht ein extremes, völlig auf die Zellspitze lokalisiertes Spitzenwachstum der Zellen. Sind die Kambiumteilzellen sehr kurzgliedrig, so stehen den einzelnen Zellen natürlich viel mehr Möglichkeiten offen, um sich dem Seitentrieb entgegen zu krümmen und zwischen den vielen kleinen Nachbarzellen seitlich sich durchzuzwängen. Die kurzen Elemente haben also eine größere Bewegungsfreiheit als die langen. Diese verschiedene Beweglichkeit der Zellen kam auch auf den mikroskopischen Bildern in den anatomischen Strukturen zum Ausdruck, die auf Tangentialschnitten zu sehen waren. Die Zellanordnung der kurzen Elemente hat vielfach Ähnlichkeit mit einer fließenden Struktur, während die langen Elemente einen mehr starren, unbeweglichen Zustand zum Ausdruck bringen.

Gingen die bisherigen Vorgänge ohne besondere Störungen vor sich, so machen sich von jetzt ab mit dem Eintritt des ausgedehnten Streckungsbestrebens der Zellen verschiedene Umstände geltend, die Hemmungen für die Zellumlagerung bedeuten. Bisher hielten die Kambiumzellen mehr oder weniger ihren ursprünglichen Platz noch inne. Von jetzt ab, mit Beginn des seitlichen Spitzenwachstums, suchen sie ihre Lage zu ändern, einen neuen Ort einzunehmen, aus der Ruhelage in Bewegung überzugehen. Dieser Bewegung treten aber besonders zwei Hindernisse entgegen: erstens das Streckungsbestreben der einzelnen Zellen und zweitens die Markstrahlen.

Streckungsbestreben: Schon Sanio[1]) hat auf die Größenzunahme der Kambiumzellen aufmerksam gemacht und darauf hingewiesen, daß sie sich bei ihrem Längenwachstum zwischen einander drängen. Später kam de Vries[2]) in seinen Untersuchungen über das Wundholz in dem Abschnitt über die Längenzunahme der Kambiumzellen auf Wachstumsvorgänge dieser Art zu sprechen. Das kurzzellige Kambium, das durch ein-, drei- oder mehrmalige Querteilung aus dem normalen Kambium entsteht, enthält auf derselben Fläche zwei, vier und mehrmal soviele Zellen als das normale. Sollen die kurzen Kambiumteilzellen ihre ursprüngliche Größe wieder erreichen, so müssen sie um das zwei-, vier- und mehrfache an Länge zunehmen. Da nun aber der Raum, auf dem die Wiederherstellung der normalen Zellgröße vor sich gehen kann, im wesentlichen ein gegebener ist, so muß die Zahl der Kambiumzellen dabei um das zwei-, vier- und mehrfache vermindert werden. Wie diese Verminderung der Zahl der Kambiumzellen vor sich geht, konnte ich bei der schrittweisen Verfolgung der Umlagerung feststellen.

Beim Spitzenwachstum schieben sich auswachsende Zellspitzen zwischen Nachbarzellen, die longitudinal übereinander oder tangential nebeneinander liegen. Auf Tangentialschnitten konnte ich außerdem durch verschieden hohe Einstellungen des Mikroskops deutlich beobachten, daß sich Zellspitzen auch

[1]) Sanio, K., Jahrb. f. wiss. Bot. (Pringsh.) 1872. **8**, 419 und ebenda 1873. **9**, 52ff.

[2]) De Vries, H., Flora. 1876. **59**.

zwischen radial benachbarte Zellen geschoben hatten; es werden also sowohl in tangentialer als auch in radialer Richtung die Zellen auseinander gedrängt; diese Vorgänge wurden auch durch das Studium von Querschnitten bestätigt. Derartige Trennungen zweier Nachbarzellen durch eine dritte beruhen aber nicht nur auf einem fortgesetzten Spitzenwachstum, sondern ebenso auch auf ausgedehntem Flächenwachstum der Kambiumteilzellen. Hat sich eine Kambiumteilzelle zwischen zwei Nachbarzellen in radialer Richtung eingezwängt, so erbreitert sich ihr Spitzenfortsatz gleichzeitig tangential Schritt für Schritt in dem Maß, wie er sich verlängert. Die Folge davon ist, daß die Nachbarzellen schließlich in ihrer ganzen Ausdehnung radial nach außen bzw. nach innen gedrängt werden. Besonders auf Querschnitten ließ sich diese Art der Verdrängung von Zellen aus der Kambiumzone verfolgen. Ich untersuchte diese Vorgänge außer im Kambium von Tilia auch in dem von Picea excelsa. Denn bei letzterem war wegen der regelmäßigen radialen Anordnung der Elemente die Beobachtung von Störungen in den Radialreihen sehr erleichtert. Da die Elemente des Kambiums nach der Dekapitation sich schon in die schiefe Richtung des Seitentriebs umzulagern begonnen hatten, so führte ich natürlich die Schnitte quer zu dieser neuen Richtung der Elemente. Auf solch einem Querschnitt waren die jüngsten umgelagerten Schichten, also Kambium und jüngste Holz- und Rindenschichten quer getroffen, die älteren vor der Umlagerung gebildeten Elemente wären schräg, halb quer, halb radial geschnitten. Zur Orientierung genügte jedoch, daß ca. sechs Zellreihen der jüngsten umgelagerten Zellen sich hinsichtlich ihrer radialen Zusammengehörigkeit verfolgen ließen. Auf Fig. 8 ist ein Teil eines solchen Querschnitts wiedergegeben. Im Holz und Bast sieht man je acht radiale Zellreihen, von denen zwei, nämlich die fünfte und siebente, sich nicht durch das Kambium wie die übrigen sechs hindurch verfolgen lassen. Die Kambiumzellen a und b der vierten und sechsten Reihe haben sich tangential so verbreitert, daß sie nunmehr Nachbarzellen geworden sind und daß die Zelle c radial nach dem Bast zu verdrängt wird. Den gleichen Vorgang sehen wir an der Zelle f, die durch ihre tangential erbreiterten Nachbarzellen d und e radial

nach dem Holz zu verdrängt wird. In dieser Weise findet mit der Zeit eine Verminderung der Radialreihen im Kambium statt und eine Rückkehr zu normalen Verhältnissen, bei denen ja im Gegensatz zu den hier geschilderten Vorgängen

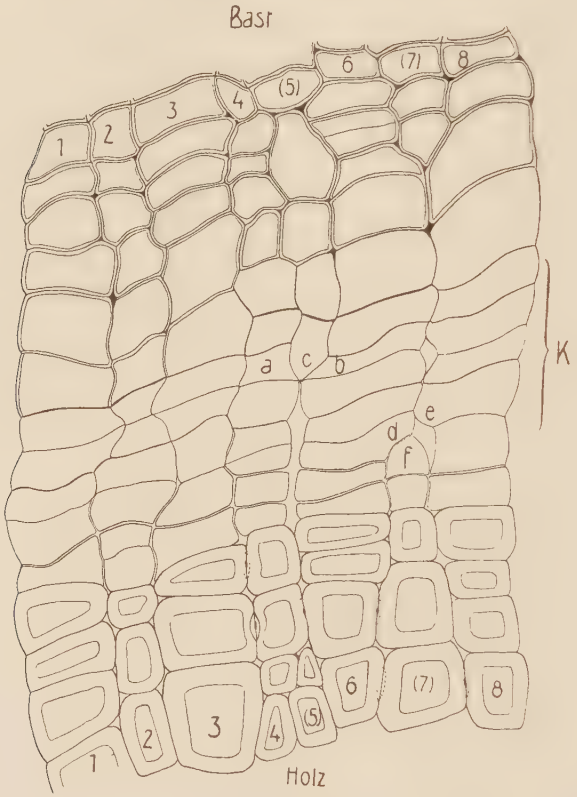


Fig. 8. Picea exc. Querschnitt durch das Kambium = K., Jungholz und Jungbast während der Umlagerung des Kambiums; etwas schematisiert. Die ursprünglichen acht Zellreihen sind durch tangentiale Erbreiterung der Kambiumzellen auf sechs Reihen im Kambium reduziert. Vergr. 330mal.

im allgemeinen eine Vermehrung der Radialreihen im Kambium mit zunehmendem Dickenwachstum eintritt.

Im Kambium von Tilia war die Verfolgung der Radialreihen schwieriger. Doch ließen sich auch dort dieselben Vorgänge einer Verminderung der Radialreihen durch tangentiale Er-

breiterung einzelner Kambiumzellen feststellen. Aus mehreren Beobachtungen ergaben sich folgende Zahlenverhältnisse: auf neun radiale Reihen im Holz und Bast folgen nur sechs im Kambium; die drei anderen Reihen endigen blind, teils kurz vor dem Kambium oder drei bis vier Zellbreiten vorher.

Die Vorgänge der Zelltrennung als Folge von Spitzenwachstum und Flächenwachstum verfolgte ich im einzelnen noch näher. Bei typischen Kambiumzellen war es mir im allgemeinen nicht möglich, die Zellwände und die dazwischen verlaufende Mittellamelle gesondert zu unterscheiden. Sowie aber Zellspitzen sich seitlich zwischen zwei benachbarte Zellen einzwängen und die Wände auseinander spalten, fiel mir sehr oft eine charakteristische Erscheinung auf. An den sich spaltenden Zellwänden waren aufgequollene Stellen vor der eindringenden Zellspitze sichtbar, die sich mit Rutheniumrot besonders deutlich färbten. Diese aufgequollenen, knotenartig verdickten Stellen scheinen zunächst wie Anfänge einer Wandverdickung. Bei genauerer Untersuchung ergab sich, daß diese Wandpartien die Stellen sind, an denen sich die Zellwände voneinander zu lösen im Begriff sind. Fig. 9 zeigt zwei derartige Loslösungsstellen. Die Zellen c und d haben sich zwischen die Zellen a und b vorgeschoben. Die Zellspitzen liegen zum Teil unter der Bildfläche und sind punktiert eingetragen. Es ist eine Art »Zwickel« (bei t) durch das Auflösen der Pektinlamelle zwischen den Zellwänden entstanden. Der Zusammenhang der Zellen ist infolgedessen lokal aufgehoben. Bei der Färbung mit Rutheniumrot sind die Trennungsstellen t besonders stark gefärbt, während nach der Mitte des entstehenden Intercellularraums (i) zu die Färbung immer schwächer wird und endlich ganz verschwindet, wenn in der Mitte der auf-

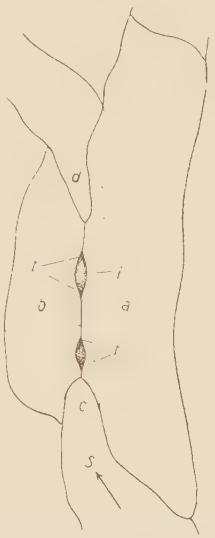


Fig. 9. Tilia amer. Kambiumteilzellen (in tangentialer Ansicht) zwängen sich bei ihrer Umlagerung in der Richtung des Seitentriebs = S. mit ihren Spitzen c und d zwischen die Nachbarzellen a und b ein. t = Trennungsstellen der Zellwände, i = Intercellularraum. Vergr. etwa 200mal.

gequollenen Wandpartie ein wirklicher Intercellularraum entstanden ist.

Fig. 10. Bild I bis V. Tilia amer. Serienbilder eines Tangentialschnitts durch das Kambium während der Zellumlagerung. Bild I bei höchster, Bild II, III und IV bei mittlerer und Bild V bei tiefster Einstellung des Mikroskops. Die Zelle C ist (vgl. Bild IV) in der Richtung des Seitentriebs = S. zwischen die Nachbarzellen A und B vorgewachsen, die sich bei l voneinander lösen. i = Intercellularraum. Vergr. etwa 250mal.

Das schrittweise Auseinanderweichen zweier Zellen infolge einer vordringenden Zellspitze hielt ich in einigen Serienbildern fest, wie sie in Fig. 10 dargestellt sind.

Bild I: Bei hoher Einstellung des Mikroskops ist zunächst nur ein Teil der Zellspitze C sichtbar. Die Zellen A und B sind Nachbarzellen, zwischen die sich, dem Reiz des Seitensprosses folgend, die Zelle C einzwängt. Vor diesem Eindringen grenzten die Zellen A und B an den Punkten x und y aneinander, was sowohl aus dem Gesamtverlauf der Zellen, wie auch daraus zu schließen ist, daß die Zellen A und B noch die beiden Ausbuchtungen x und y aufweisen. Eine aufgequollene Stelle (bei l) deutet darauf hin, daß die Zellen A und B noch weiter auseinander weichen würden infolge des Flächenwachstums der eingedrungenen Zellspitze C.

Bild II: Bei tieferer Einstellung ist an der Stelle der aufgequollenen Wandpartie schon ein Intercellularraum (i) sichtbar. Eine neue Quellungsstelle der Membranen weiter vorne, gegen die Zellspitze zu, ist nun (bei l) sichtbar.

Bild III: Auch an letzterer Stelle ist ein Intercellularraum entstanden, und die Zellen A und B sind schon zum größten Teil voneinander getrennt.

Bild IV: Die Zellspitze C ist nun in ihrer ganzen Ausdehnung zu sehen, wie sie sich zwischen die Zellen A und B eingeschoben hat.

Bild V: Bei tiefster Einstellung des Mikroskops bekam ich ein Bild, auf dem wieder die Zellen A und B als Nachbarzellen aneinander grenzen.

Durch Kombination solcher Serienbilder ergibt sich, daß der ausgewachsene Spitzenfortsatz der Zelle C sich wie ein Keil zwischen die beiden Zellen A und B eingeschoben und durch Flächenwachstum erbreitert hat.

Beim Auseinanderweichen vorher aneinander grenzender Zellwände müssen auch die sie durchsetzenden Plasmaverbindungen aufgehoben werden. Da ich selber keine Beobachtungen über Plasmaverbindungen zwischen den Kambiumzellen machen konnte, so erinnere ich an die Arbeit von Kuhla[1], der bei Viscum album im Kambium Plasmaverbindungen nachgewiesen hat. Doch möchte ich wenigstens auf einige Erscheinungen aufmerksam machen, die mir bei den Zellwandspaltungen auffielen und die auf Plasmazusammenhänge der Zellen hinweisen.

[1]) Bot. Zeitg. 1900.

Die Zellen lösen sich, wie wir sahen, nicht in gleichmäßiger Weise voneinander. An einzelnen Stellen hängen sie noch zusammen, während sie an anderen sich eben voneinander trennen oder schon auseinander gewichen sind. Durch diese ungleichmäßige Loslösung bekommen die Wände einen welligen Verlauf. Es könnten nun die lokalen Zusammenhänge, die an die bekannte Figur bei Sachs[1] erinnern, Zellbrücken für die noch bestehenden Plasmaverbindungen sein.

Hatte ich im vorhergehenden die einzelnen Vorgänge, wie sie bei der Zellspaltung und Verdrängung der Zellen aus ihrer ursprünglichen Lage auftreten, verfolgt, so blieb noch die Frage, welche Zellen denn aus dem Initialenverband gedrängt werden. Auf tangentialen Serienschnitten von Objekten, bei denen die Umlagerung der Kambiumzellen schon ziemlich weit fortgeschritten war, fielen mir im Holzteil sehr oft kurze Elemente auf, die von den noch kurzen Kambiumteilzellen gebildet worden waren. Diese kurzen parenchymatischen Holzelemente ließen sich bis in den jüngsten eben gebildeten Holzschichten immer wieder auffinden, trotzdem sie oft auf den dem Kambium zu liegenden Schnitten immer kleinere Gestalt zeigten. In den Schnitten kurz vor dem Kambium oder im Kambium selbst waren diese kurzen Elemente vielfach nicht mehr aufzufinden. Ihre Stelle hatten verlängerte Nachbarelemente eingenommen, die von den Seiten her sich vorgeschoben hatten.

Auf radialen Längsschnitten fand ich entsprechende Verhältnisse. Daraus ergibt sich, daß es hauptsächlich die kurzen Elemente sind, die durch die umliegenden rasch sich verlängernden Kambiumfasern überholt und aus dem Kambiumverband verdrängt werden, so daß sie bei weiterem Dickenwachstum keine Tochterelemente mehr bilden können.

Sehr viele kurze Elemente fallen jedoch nicht einer solchen »Überwallung« zum Opfer, sondern bleiben auch bei weiterem Dickenwachstum erhalten, und bilden sich zu sekundären Markstrahlen aus.

Die Markstrahlen.

Die Markstrahlen sind, auf tangentialen Schnitten betrachtet, zunächst parallel der Längsachse des Haupttriebs orientiert,

[1]) Lehrb. der Botanik. 4. Aufl. 1874. S. 57. Fig. 59.

während die übrigen Kambiumzellen beim seitlichen Spitzenwachstum eine schiefe Faserrichtung einzunehmen suchen. So entsteht ein Richtungsgegensatz zwischen diesen beiden Gruppen von Kambiumzellen, der erst allmählich verschwindet, nachdem es zu eigentümlichen und auffallenden Durchwachsungen und Zerspaltungen der Markstrahlen von seiten der sich verlängernden Kambiumzellen gekommen ist.

Im allgemeinen geht die Umlagerung der Markstrahlen viel passiver vor sich als die der übrigen Elemente. Dies kommt hauptsächlich dadurch zum Ausdruck, daß die Markstrahlzellen sich nicht am seitlichen Spitzenwachstum beteiligen, sondern, auf tangentialen Schnitten betrachtet, ihre kurze polyedrische bis runde Form behalten. So können sie ihre Lage nur langsam ändern. Ihr Umlagerung wird hauptsächlich durch das Verhalten der Nachbarkambiumzellen bestimmt.

Die dem Markstrahl benachbarten Kambiumzellen teilen sich nach der Dekapitation wie die übrigen quer. Bemerkenswert ist aber ihr weiteres Verhalten, das sich vielfach von dem der übrigen Kambiumteilzellen, die nicht an Markstrahlen angrenzen, unterscheidet. Auf tangentialen Schnitten fiel mir auf, daß die Kambiumteilzellen, die einem breiten primären Markstrahl benachbart liegen, auf der dem Seitentrieb zugewandten Seite des Markstrahls sich schon mit ihren Spitzen seitlich in die schiefe Richtung dieses Triebs umzulagern anfangen, während die anderen auf der dem Seitentrieb abgewandten Markstrahlseite noch keine seitliche Umlagerung zeigen. Auf Fig. 4 sind die links des Markstrahls dem Seitentrieb zugekehrt liegenden Kambiumzellen in kleinere Kambiumteilzellen zerfallen, die die ersten Anfänge der Umlagerung zeigen. Die »hinter« dem Markstrahl liegenden Zellen auf seiner rechten Seite weisen weniger Querwände auf und lagern sich mit Ausnahme der Zelle g, die eben den Markstrahl durchbricht, noch nicht um. Besonders deutlich ist eine solche Verzögerung der Umlagerung an den Kambiumzellen zu beobachten, die tangential zwischen zwei Markstrahlen eingeschlossen sind, während an den Enden der Markstrahlen, oben und unten, die Umlagerung ohne Störung schon vor sich gegangen ist.

Dieses Verhalten deutet darauf hin, daß die Markstrahlen, besonders die mehrere Zellen breiten primären Markstrahlen, den Reiz des Seitentriebs hemmen. Nach einiger Zeit folgen freilich auch diese Kambiumteilzellen »hinter« den Markstrahlen dem Reiz zur Umlagerung und zeigen seitliches Spitzenwachstum. Es müssen also späterhin die Hindernisse, die die Markstrahlen dem seitlichen Auswachsen der Nachbarzellen bieten, überwunden werden.

Die Kabiumzellen keilen sich jetzt mit ihren Spitzen zwischen die Markstrahlinitialen und zwängen sie auseinander. Auf Fig. 4 ist ein solcher Fall wiedergegeben. Während auf dem Schnitt vorher im Jungholz, Fig 3, der Markstrahl seinen ursprünglichen Verlauf zeigt, sehen wir auf dem nächsten Schnitt, Fig. 4, wie die Kambiumteilzellen f und g sich zwischen die Markstrahlzellen 1 und 4 bzw. 6 und 7 einschieben und dabei die Markstrahlzelle o (vgl. Fig. 3) verdrängen.

Wenn von beiden Seiten her Kambiumzellen mit ihren Spitzen die Reihen der Markstrahlen spalten, so entstehen Lücken in den Markstrahlen, in die sich immer neue Zellen seitlich einzwängen. Dadurch erbreitern sich diese Lücken mehr und mehr, es entstehen ganze Verbindungsstränge von umgelagerten Kambiumzellen, die von der einen zur anderen Seite des Markstrahls reichen.

Man vergleiche hierzu die Serienschnitte Fig 11—16, die freilich Tangentialschnitte durch das umgelagerte Holz wiedergeben. Weil aber, wie schon zu Anfang dieses Teils der Untersuchung ausgeführt wurde, die Derivate der umgelagerten Kambiumzellen nach ihrem Übergang aus dem kambialen Zustand in den Holz- und Bastteil verhältnismäßig nur geringe Veränderungen ihrer Lage ausführen, so kann aus ihnen ein Schluß gezogen werden, welche Gestalt und Lage sie früher als Kambiumzellen hatten. Es sei darum der Einfachheit der Darstellung halber gestattet, auf Figuren hier zu verweisen, die fertige Zustände im Holzteil wiedergeben. Fig. 11 und 12 zeigt einen langen durchgehenden Markstrahl (M). Auf den folgenden Serienbildern, z. B. Fig. 13 und 14, die spätere Zustände der Umlagerung weiter nach außen zu im Holzteil wiedergeben, ist der Markstrahl durch immer mehr seitlich vordringende

Fasern zerteilt, bis er schließlich in Figur 15 und 16 nach völliger Umlagerung in Teilmarkstrahlen (T. M.) aufgelöst ist. Diese folgen nunmehr auch der Richtung der umgelagerten Fasern. Bei einem Vergleich der Schnittserie, insbesondere der Figuren 11 und 16, die die Zustände vor und nach der Umlagerung wiedergeben, erkennen wir, zu welch weitgehenden Bewegungen die Zellen innerhalb des Gewebeverbandes befähigt sind.

Bei den Zerteilungen der Markstrahlen konnte ich auf Serienschnitten Schritt für Schritt verfolgen, wie sich ganze Zellen aneinander vorbeischieben. Die Markstrahlzellen bilden relativ feststehende Zellgruppen, an denen die Wachstumsbewegung der anderen Kambiumzellen sich leicht nachträglich feststellen läßt. Wenn z. B. an derselben Stelle des Markstrahls zwei Kambiumzellen sich einzwängen, die eine von rechts, die andere von links her, so wachsen sie mit entgegengesetzten Richtungen aneinander vorbei (Fig. 4 die Zellen f und g), ein Wachstum, bei dem ein ausgedehntes Gleiten der Zellwände aufeinander stattfinden muß.

Auf eine ähnliche normalerweise stattfindende Zerteilung der Markstrahlen hat Jost[1] hingewiesen und dabei ausgeführt, daß eine dauernde Unterbrechung der Markstrahlen nur möglich sei, wenn die Zerteilung der Markstrahlen nicht erst im Jungholz, sondern schon im Kambium stattfindet.

Je länger der Markstrahl ist, durch desto mehr Verbindungsstränge der Nachbarzellen wird er in kleinere Teilmarkstrahlen zerspalten. An langen Markstrahlen konnte ich oft 7 und mehr Unterbrechungen beobachten (Fig. 14).

Bei der Entstehung der Lücken kommt es weiterhin oft vor, daß die Markstrahlzellen, die in dieser Lücke vorher ihren Platz hatten, nicht nur tangential zur Seite weggedrängt werden, sondern überhaupt ganz aus dem Verband der Markstrahlinitialen, also radial verdrängt werden. Man vgl. Fig. 6 mit Fig. 7. Auf Fig. 7 sind die Markstrahlzellen bei m durch benachbarte umgelagerte Kambiumzellen »überwallt«. Ihre frühere Lage vor der Umlagerung und Überwallung durch Nachbarkambiumzellen (Fig. 6) konnte bei tiefer Einstellung

[1]) Bot. Zeitg. 1901. S. 17.

des Mikroskops noch festgestellt werden. Sie liegen, auf der Fig. 7 betrachtet, unterhalb der Schnittebene, und sind punktiert eingetragen. Ihre Stelle haben jetzt seitlich auswachsende Kambiumteilzellen eingenommen, z. B. die Zellen c, d und e. Bei weiterem Dickenwachstum können daher solche aus dem Kambium verdrängte Markstrahlzellen keine Tochterzellen mehr abgeben und verschwinden daher spurlos. Diesen Vorgang verfolgte ich auch auf Querschnitten und fand ganz analoge Verhältnisse wie früher bei Verdrängungen von Initialzellen durch andere sich verlängernde Kambiumzellen.

Derartige Verdrängungen kommen hauptsächlich bei einreihigen sekundären Markstrahlen vor. Diese werden sehr leicht von den seitlich auswachsenden Kambiumfasern durchwachsen. Vielfach beobachtete ich, wie ein einreihiger Markstrahl, der aus ca. sieben übereinanderliegenden Zellen bestand, in seine sieben Einzelzellen zerfiel. Die isolierten Markstrahlzellen werden sehr rasch von den sich streckenden Kambiumfasern »überwallt«, so daß der ganze Markstrahl bei der Umlagerung verschwindet. Es endigen also überwallte Markstrahlen nach außen zu blind im umgelagerten Gewebe.

In anderen Fällen bleiben von den kleinen (sekundären) Markstrahlen einige kleinere Zellgruppen übrig, die noch aus zwei, drei Zellen bestehen. Die großen (primären) Markstrahlen zerfallen meist in einzelne größere Gruppen von Zellen.

Mit dem Zerfall der Markstrahlen in einzelne Teilmarkstrahlen ist jedoch noch keine Richtungsänderung derselben verbunden. Im Gegenteil fällt auf tangentialen Schnitten auf, daß diese Teilmarkstrahlen wie feststehende Gruppen inmitten der übrigen Kambiumzellen stehen, die schon alle im »Fluß« der Umlagerung begriffen eine deutlich sichtbare schiefe Richtung dem Seitentrieb zu eingenommen haben. Noch kann die gegenseitige Zusammengehörigkeit der zerspaltenen Markstrahlgruppen in ihrer ursprünglichen, der Achse des Haupttriebs parallelen Anordnung verfolgt werden.

Dieser Zustand beginnt sich zu ändern, sowie neue sekundäre Markstrahlzellen auftreten. Während — wie wir früher sahen — ein großer Teil der Kambiumteilzellen von den sich

verlängernden Elementen verdrängt wird, bleibt ein anderer Teil der Zellen erhalten und bildet sich zu Markstrahlelementen um. Dadurch nun, daß diese Elemente kurze Gestalt behalten, ist es den übrigen leichter möglich, ihre ursprüngliche Größe wieder zu erreichen.

Vielfach bilden sich gerade die zu beiden Seiten der Markstrahlgruppen gelegenen Kambiumteilzellen zu sekundären Markstrahlen um. Auf Fig. 13 ist eine Durchbrechung eines primären Markstrahls zwischen A und B zu sehen. Rechts und links der Markstrahlgruppe A liegen kurze Kambiumteilzellen. Auf Fig. 14 sind dieselben Zellen, d. h. natürlich die Tochterzellen der gleichen Kambiumteilzellen, als Markstrahlzellen zu beiden Seiten der Markstrahlgruppe A angegliedert. Auf den nächsten Serienschnitten (Fig. 15 u. 16) lassen sie sich immer wieder als sekundäre Markstrahlelemente im Verband mit dieser primären Markstrahlgruppe auffinden. Es hat hier also eine Vereinigung primärer und sekundärer Markstrahlen stattgefunden.

In diesem Stadium der Zellumlagerung, wo noch alle Elemente in fortgesetzter Umformung und Bewegung begriffen sind, konnte ich nirgends beobachten, daß isoliert, mitten zwischen den sich streckenden und schiebenden Kambialfasern, sekundäre Markstrahlen sich bilden. Diese wären sofort von den umliegenden Kambiumzellen wieder »überwallt« worden. Erst bei fortgeschrittener Umlagerung ließ sich wieder mitten zwischen den Kambiumfasern das Auftreten sekundärer Markstrahlzellen beobachten, die aus verlängerten Kambiumfasern durch Querteilungen hervorgehen. In dem beschriebenen Stadium der Umlagerung suchen sich aber gerade die Kambiumteilzellen noch zu strecken, also sich nicht durch Querteilungen wieder zu verkürzen.

Mit dem Auftreten sekundärer Markstrahlen und deren seitlicher Anlagerung an die bestehenden Markstrahlen ist nun auch der Verlauf der Markstrahlen geändert. Die Herstellung ganz normaler Verhältnisse erfolgt erst allmählich, indem die sich streckenden Kambiumfasern die Markstrahlen immer mehr in die Richtung des Seitentriebs drängen. Man verfolge zum Verständnis dieser Vorgänge den Verlauf der Markstrahlen durch die Serie Fig. 11 bis 16 hindurch, z. B. die mit A und B be-

zeichneten Markstrahlgruppen. Die Markstrahlgruppen verlieren ihre unregelmäßigen Formen und nehmen wieder spindelförmigen Umriß an. Es findet bei diesen Vorgängen eine fortgesetzte Verschiebung der Elemente statt, so daß Zeichnungen tangentialer Serienschnitte sich immer weniger zur gegenseitigen Deckung bringen lassen. Die einzelnen Elemente haben ihren ursprünglichen Platz durch die Wachstumsvorgänge vollständig gewechselt.

Mit zunehmender Wiederherstellung normaler Verhältnisse nach der Umlagerung verschwinden die kurzen Kambiumteilzellen immer mehr. Es ziehen sich nicht mehr wie während der Umlagerung kurze und lange Fasern nebeneinander mehr oder weniger unregelmäßig hin. Der Faserverlauf wird wieder gestreckt, und die Zellen verlaufen wieder in einer Tangentialebene nebeneinander.

Sind während der Umlagerung die Kambiumzellen ungleichmäßig zerstreut gelagert, so daß sich die seitlich benachbarten Zellen mit ihren Spitzen in den verschiedensten Entfernungen voneinander befinden, so fiel nach Herstellung normaler Verhältnisse nach der Umlagerung besonders auf, daß die Spitzen der seitlich benachbarten Zellen wie vor der Umlagerung ziemlich alle in derselben Höhe wieder nebeneinander in palisadenförmiger Aufstellung orientiert sind. Daß die Kambiumzellen ursprünglich solch eine Lage zueinander einnehmen, daß sie mit ihren Spitzen nebeneinander gelagert sind, ist weniger auffallend. Daß diese Lagebeziehungen aber nach der Umlagerung wieder auftreten, war mir merkwürdig. Eine Erklärung dafür konnte ich nicht finden.

Auf Querschnitten sehen wir nach Wiederherstellung der normalen Verhältnisse ganz regelmäßige Bilder. Die Zellen der Initialschicht haben wieder alle ziemlich gleiche Breite angenommen und die Zellreihen lassen sich in ihrem radialen Verlauf durch das Kambium hindurch verfolgen.

Umlagerungen mit weitgehender Richtungsänderung.

Wurden bisher Zellumlagerungen beschrieben, wie sie in charakteristischer Weise sich bei Richtungsänderungen der Zellen um Winkel bis zu 90° abspielen, so komme ich nunmehr auf

Zellumlagerungen um Richtungswinkel über 90° bis 180° zu sprechen. Derartig weitgehende Zellumlagerungen fand ich an zwei dekapitierten Lindenzweigen, bei denen ein größeres Aststück des Haupttriebs über die Verzweigungsstelle hinaus stehen blieb. Nach einiger Zeit war dieses bis nahe an die Verzweigungsstelle herunter abgestorben und nur noch ein kleiner Stumpf desselben von ca. 3 cm Länge war am Leben und zeigte Dickenwachstum. Der Umlagerungsprozeß am Astansatz erstreckte sich auch auf die Kambiumzellen dieses Aststumpfes, trotzdem sie über der Verzweigungsstelle lagen. Sie standen jetzt zum Teil direkt um 180° gedreht wie auf dem Kopf (Fig. 2 bei c).

Der Verlauf dieser Umlagerung aus der ursprünglichen Stellung bis zur völligen Umkehrung dieser Zellen ließ sich gut verfolgen. An der dem Seitentrieb abgekehrten Seite (Fig. 2 bei a) waren die Kambiumzellen noch wenig abgelenkt, weiter dem Seitentrieb zu (bei b) waren sie schon um 90° und in der Nähe des Astwinkels (bei c) um 180° gedreht.

Durch Vergleich dieser fortschreitenden Umlagerung der Zellen war es mir möglich, eine Vorstellung zu gewinnen, wie eine völlige Umkehrung der Zellen zustande kommen kann. Vor allem fiel auf, daß die Kambiumzellen an dieser Stelle im allgemeinen ziemlich kurze Teilzellen sind, die durch mehrmalige Querteilungen ihrer Mutterzellen entstehen. Diese kurzen Elemente sind, wie erwähnt, viel beweglicher als lange Elemente. Die kurzen, oft polyedrischen Zellen bilden zunächst kleine seitliche Ausbuchtungen an ihren, dem Seitentrieb zugekehrten Ecken. Dabei kommt auch bei diesen im allgemeinen isodiamedrischen Zellen eine polare Differenzierung zum Ausdruck, indem auch sie in der Regel an ihren apicalen und basalen Enden sich zuzuspitzen suchen und nicht an ihren Seiten. So ist nach einiger Zeit in jeder Zelle wieder eine Längsachse deutlich zu unterscheiden. Mit diesen neugebildeten Spitzen verlängern sich die Kambiumteilzellen zunächst seitlich in einer um 90° zu dem bisherigen Faserverlauf geänderten Richtung. Dann wenden sie sich, durch Spitzenwachstum sich verlängernd, immer mehr nach abwärts dem Seitentrieb zu, bis sie schließlich völlig umgekehrt gegenüber ihrer Anfangsstellung orientiert sind. Dabei stoßen sie auf die Kambiumzellen weiter unten. Bei diesen sind aber genau dieselben Umlagerungen

schon vor sich gegangen, so daß keine Störungen und Stauungen im Faserverlauf eintreten, die zu einer Knäuelbildung Anlaß geben können. Es erstrecken sich vielmehr alle Kambiumfasern in gleichmäßigen Bogen von oben nach unten, bis sie den Anschluß an die Fasern des Seitentriebs erreicht haben.

Ähnliche Vorgänge einer weitgehenden Richtungsänderung ließen sich an Kambiumzellen beobachten, die zwischen zwei Markstrahlen eingekeilt waren (in Fig. 6 bei Z). Fig. 6 gibt einen Tangentialschnitt durch die jüngsten vor der Dekapitation gebildeten Kambiumtochterzellen (Jungholz) wieder. In der Lücke zwischen den beiden Markstrahlen verlaufen zwei Zellen, die sich auf die Dekapitation hin vielfach quer geteilt haben. Auf dem nächsten Schnitt Fig. 7 sind die Kambiumteilzellen getroffen, wie sie sich in die Richtung des Seitentriebs umzulagern begonnen haben. Bei z sind die Kambiumzellen in sehr kleine Teilzellen zerfallen, die eine »Wendung auf der Stelle« ausführen und ihre Richtung plötzlich um ca. 90° ändern.

Überblicken wir die Vorgänge der Zellumlagerung am Astansatz, insbesondere auch die zuletzt beschriebenen Fälle einer völligen Umkehrung der Zellen, so fällt uns die mannigfache Übereinstimmung dieser Vorgänge mit jenen auf, wie sie Vöchting beim Entstehen einer Brücke normalen Gewebes in einem verkehrt eingesetzten Ring an einem Zweig von Cydonia jap. beobachtet hat. Freilich handelt es sich dort um vollständige Umkehrungen der Kambiumzellen hauptsächlich in radialer Richtung. Die Zellen mußten dabei Krümmungen um 180° ausführen, um wieder in normale Lage zu gelangen. Infolgedessen waren jene Vorgänge so verwickelt, daß die schrittweise Verfolgung der Umlagerung unmöglich wurde. Weil bei meinen Versuchen meist nur Richtungsänderungen der Zellen um Winkel von 90° und weniger vorkamen, und die Umlagerung hauptsächlich in einer Tangentialebene erfolgte, so konnte ich den Vorgängen Schritt für Schritt nachgehen. Diese Möglichkeit gestattete mir, auf die entwicklungsgeschichtliche Seite der Zellumlagerung im Kambium einzugehen. Es dürften daher meine Untersuchungen wenigstens teilweise zur Beantwortung der Frage

beitragen, die Vöchting[1] bei Besprechung des Entstehens jener vorhin genannten »Brücke« normalen Gewebes aufwarf: »Wie nun aber die Dinge im einzelnen sich gestalten, die Kambiumzellen wachsen, sich krümmen und sich ausweichen: darüber wage ich kein Urteil abzugeben, so viele Bemühungen auch angestellt wurden, in die verwickelten Verhältnisse einzudringen. Hier findet wahrscheinlich in ausgedehnter Weise das sogenannte »gleitende Wachstum« statt, ja es scheint, als sei ohne dieses ein Verständnis der Vorgänge nicht möglich«.

Ergebnisse: Wenn man einen Ast eines Baumes oberhalb eines Seitenzweigs dekapitiert, so finden in den Kambiumzellen des Astes an der Verzweigungsstelle Querteilungen statt. Diese können 1. die direkte Folge der Dekapitation sein oder 2. als Folge eines vom Seitensproß ausgehenden Reizes event. in großer Entfernung von der Wundstelle auftreten.

Die entstandenen Kambiumteilzellen des Haupttriebs wachsen in der Richtung des Seitentriebs aus und suchen ihre alte Länge wieder zu erreichen. Es zeigt sich dabei, daß Kambiumzellen auf weiter Strecke gleichsinnige Richtungsänderungen, sogar bis zu völliger Umkehrung, auszuführen vermögen. Während ihrer Umlagerung erfahren sie Verschiebungen und Krümmungen, die auf aktivem, regulatorisch gelenktem Wachstum beruhen:

1. Benachbarte Zellen trennen sich, während zwischen sie andere Zellen sich vordrängen. Bei diesen Wachstumsbewegungen gleiten die Zellen gegenseitig auf ihren Wänden aneinander vorbei.

2. Die Wachstumsbewegungen der einzelnen Zellen sind durch die polare Anziehung bzw. Abstoßung der einzelnen Zellpole, die einheitliche Richtung der Gesamtheit der Zellen aber ist durch den polaren Richtungsreiz des Sprosses bestimmt. Der Richtungsreiz des Sprosses ist ein polarer Reiz, insofern er in der Richtung zweier Pole, der Wurzel- und der Sproßspitze, wirksam ist.

[1]) Vöchting, H., Über Transplantation am Pflanzenkörper. Tübingen. 1892. S. 138.

Raumbedingungen bringen es mit sich, daß nur ein Teil der Kambiumteilzellen sich verlängern kann; die übrigen werden aus dem Kambium verdrängt. Bei dem seitlichen Auswachsen der Teilzellen kommt es zu Durchbrechungen von Markstrahlen. Einheitliche Markstrahlen zerfallen in Teilgruppen, und auch ein Teil der Markstrahlinitialen wird durch auswachsende Kambiumzellen aus dem Kambium verdrängt.

2. Der Holzteil.

Die Ausgestaltung des Holzteiles bei der Umlagerung an der Verzweigungsstelle ist naturgemäß abhängig und bestimmt von der Kambiumumlagerung; in dem Moment, wo diese vollzogen ist, findet wieder eine normale Holzbildung statt. Welche Entwicklung aber die Elemente bei ihrem Übergang in den Holzteil durchmachen von dem Zeitpunkt an, wo durch Dekapitation der Seitensproßreiz das Kambium getroffen hat, bis zur Herstellung normaler Verhältnisse, ist jetzt zu untersuchen. Dabei soll wieder Tilia in erster Linie in Betracht gezogen werden.

An einem Verzweigungsstück, an dem eine Dekapitation schon vor drei Jahren in einer Entfernung von 2 cm über der Verzweigungsstelle vorgenommen worden und die Umlagerung völlig beendet war, war der kurze Aststumpf des Haupttriebs bis zur Verzweigungsstelle abgedorrt. Von einer Stelle des Holzkörpers, die 3 cm unterhalb der Dekapitationsstelle und $1^1/_2$ cm seitlich vom Seitentrieb sich befand, stellte ich mit dem Mikrotom tangentiale Serienschnitte durch das umgelagerte Holz her. Die Serie setzte sich aus ca. 70 Schnitten zusammen, von denen sechs charakteristische zur Übersicht der Umlagerung wiedergegeben sind (Fig. 11 bis 16). Die Elemente sind alle mit einfachen Umrissen etwas schematisiert gezeichnet. Es war mir möglich, einzelne Zellen, d. h. die Derivate einer einzelnen Kambiumzelle (z. B. die Zellen 1, 2, 3 und 4), insbesondere aber auch Marksstrahlzellen (x) durch die ganze Serie hindurch zu verfolgen und somit die Umlagerung einzelner bestimmter Zellen schrittweise zu beobachten.

Die Serie beginnt innen im normalen vor der Dekapitation gebildeten Holz, führt durch sämtliche während der Umlagerung aus dem Kambium entstandene Holzschichten, und endigt im

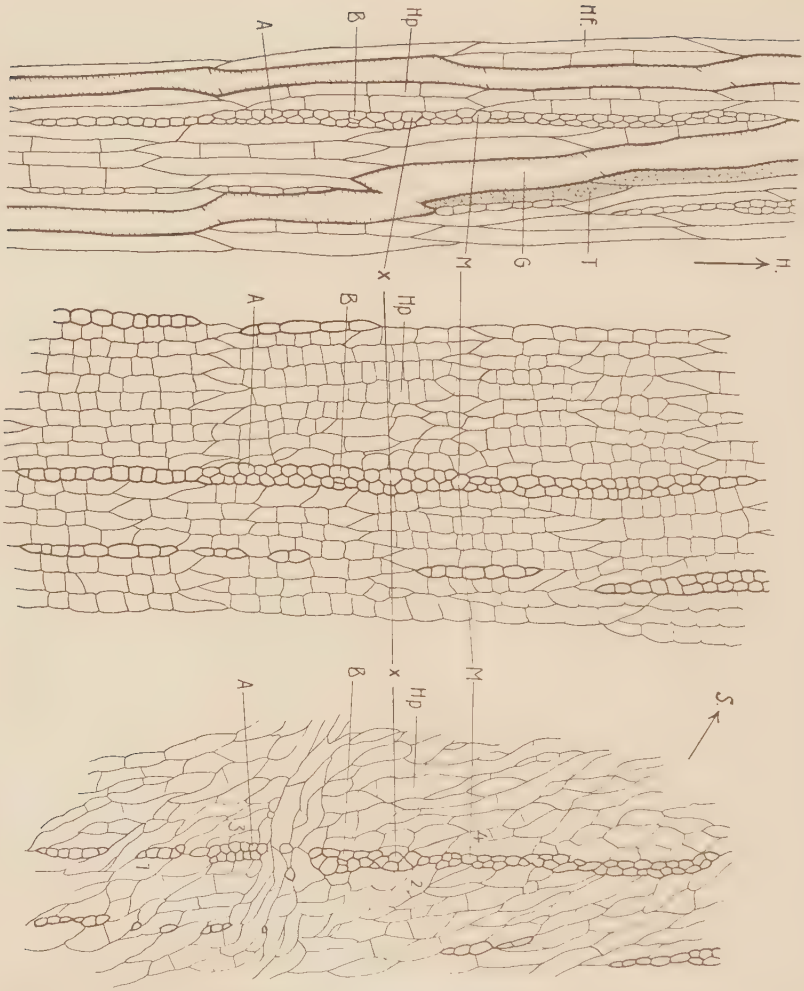
Kambium, das wieder normale Verhältnisse aufweist; seine Fasern verlaufen jetzt in einer Richtung, die mit der ursprünglichen einen Winkel von ca. 60° bildet. Durch diese Schnittserie hindurch konnte ich nun Schritt für Schritt die endgültige Ausbildung der einzelnen Zellen verfolgen, die von dem sich umlagernden Kambium beim Dickenwachstum nach innen an den Holzteil abgegeben wurden.

Daß außer den Mikrotomschnitten stets Handschnitte an frischem Material zur Untersuchung der Umlagerung des Holzes dienten, brauche ich im einzelnen Fall wohl nicht weiter hervorzuheben.

Das vor der Dekapitation gebildete Holz (Fig. 11) besteht aus Gefäßen, Tracheiden, Holzfasern, Holzparenchymzellen, alle von bekanntem normalen Bau und Länge. Dazwischen verlaufen die primären und sekundären Markstrahlen. Die jüngsten vor der Dekapitation gebildeten Gefäße sind durch reichliche Wundgummibildung verstopft (auf der Figur nicht angedeutet).

Der Übergang von diesem normalen Holz zu dem nach der Dekapitation entstandenen (Fig. 12), ganz andersartigen, ist ein plötzlicher. Weist das normale Holz lauter langgestreckte differenzierte Elemente auf, so sind jetzt mit einem Mal sämtliche Zellen gleichartig und meist von kurzer, isodiametrischer Form. Kaum sind die Markstrahlzellen von diesen, ihnen dem Umriß nach völlig gleichenden, kleinen parenchymatischen Holzelementen zu unterscheiden. Diese kurzzelligen Elemente sind unmittelbar nach der Dekapitation aus dem zuletzt vom Kambium gebildeten Jungholz entstanden.

Die folgende Abbildung (Fig. 13) bietet ein ganz anderes Bild dar. Die Zellen sind auch von parenchymatischer Gestalt, jedoch sind sie in der Regel durch zwei-, vier-, seltener mehrfache Teilung ihrer Mutterzelle entstanden, haben also gestrecktere Formen, und das Wichtigste, sie sind mit ihren neugebildeten Spitzen schon in der Richtung des Seitentriebs orientiert. Diese Zellen nun sind aus den Kambiumzellen hervorgegangen, die zur Zeit der Dekapitation den Charakter von Initialen hatten. Der Grund für dieses so verschiedene Verhalten der eigentlichen Initialzellen und der anderen, auch noch kambialen Zellen auf die Dekapitation hin, ist der, daß die



Figg. 11—13. Tilia amer. Die Entwicklung der Umlagerung. Serie von Tangentialschnitten durch das Holz am Astansatz. Das Holz ist in folgenden Zeitpunkten vom Kambium gebildet worden: Fig. 11 vor der Dekapitation des Haupttriebs; die Elemente verlaufen normal parallel der Richtung des Haupttriebs; Fig. 12 nach der Dekapitation des Haupttriebs; die Elemente sind durch Querteilungen kurz und nicht differenziert; Figg. 13—15 während der Umlagerung; Fig. 16 nach völliger Umlagerung; die Elemente verlaufen nunmehr in der Richtung des Seitentriebs.

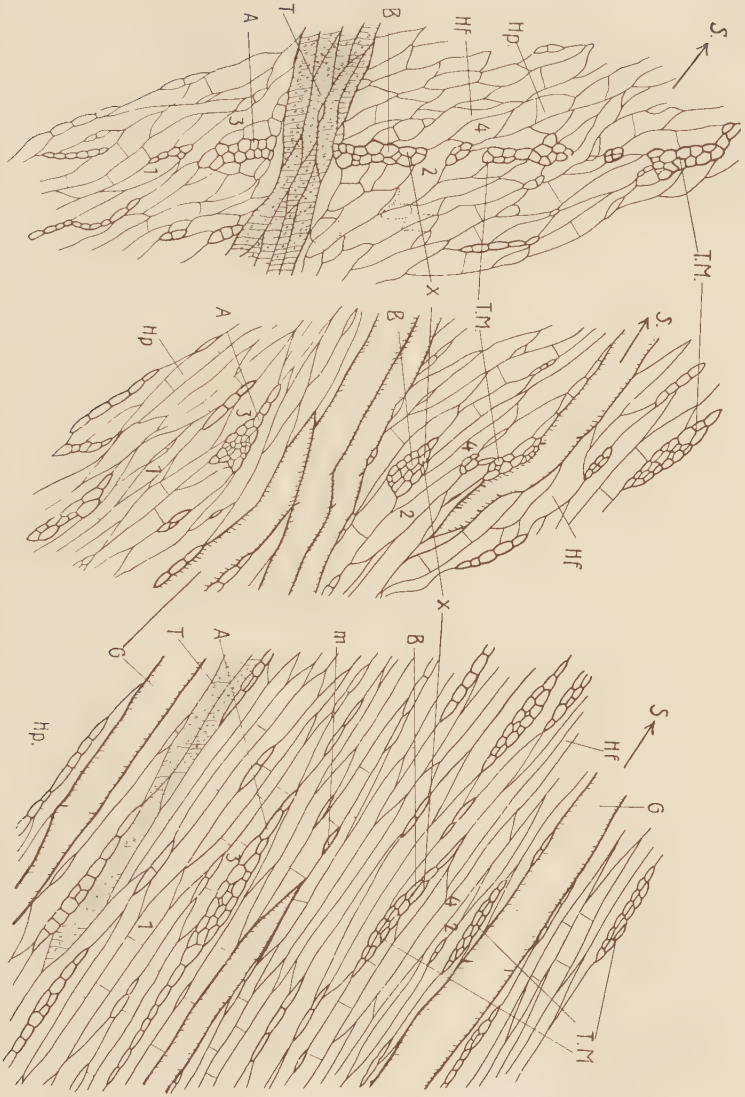


Fig. 14.

Fig. 15.

Fig. 16.

Figg. 14—16. A und B = Markstrahlgruppen, G = Gefäße, H = Haupttrieb, Hf. = Holzfasern, Hp. = Holzparenchym, M = Markstrahl, m = einzelne Markstrahlzellen, S = Seitentrieb, T = Tracheïden, T. M. = Teilmarkstrahlen. Vergr. etwa 60mal.

Initialzellen nach der Dekapitation des Haupttriebs auf den Reiz des Seitentriebs viel intensiver reagieren, als die übrigen kambialen Zellen. Die Initialzellen haben sich nach der Dekapitation etwa zwei-, vier-, seltener mehrmals quer geteilt, und diese Teilzellen sind sofort mit ihren neugebildeten Spitzen in die Richtung des Seitentriebs ausgewachsen. Anders die Zellen des Jungholzes. Diese reagieren nicht mit seitlichem Spitzenwachstum, sondern nehmen durch fortgesetzte Querteilungen jene kurzen, zum Teil isodiametrischen, allseits gerichteten Zellformen an.

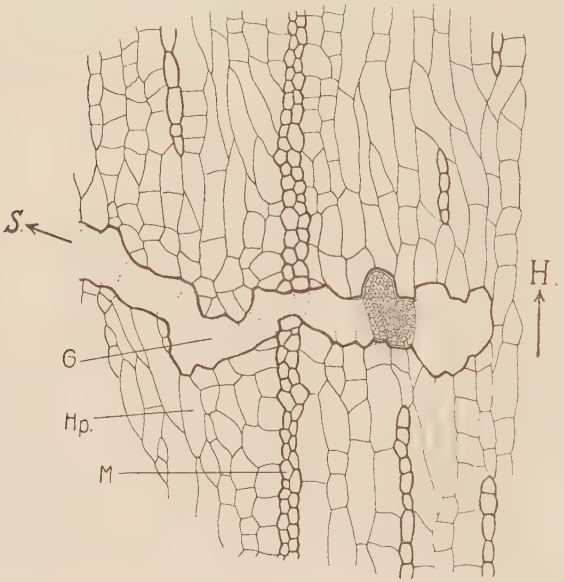


Fig. 17. Tilia amer. Tangentialschnitt durch das Holz am Astansatz nach der Dekapitation des Haupttriebs = H. Querer Gefäßstrang = G (die Wandskulptur ist an zwei Gefäßzellen angedeutet) zieht sich in der Richtung des Seitentriebs = S. durch das parenchymatische Gewebe und durchbricht in seinem Verlauf den Markstrahl = M. Hp. = Holzparenchym. Vergr. etwa 80mal.

Auf den weiteren Tangentialschnitten (Fig. 14 und 15) nimmt die Länge der Zellen im allgemeinen immer mehr zu. Doch bestehen die Elemente zur Hauptsache noch aus parenchymatischen Holzzellen. Zwischen diesen ziehen sich quere Gefäßstränge und Tracheïdenzüge durch. Sie durchsetzen in ihrem Verlauf oft auch quer die Markstrahlen. Auf Fig. 17, die einer anderen Schnittserie entnommen ist, ist solch' eine Durchquerung eines Markstrahls durch einen Gefäßstrang wiedergegeben. Es hatte öfters den Anschein, als ob sich auch Markstrahlzellen an der Bildung der queren Gefäßbrücken be-

teiligt hätten. In den meisten Fällen konnte ich jedoch nachweisen, daß diese Gefäßelemente nicht aus Markstrahlzellen hervorgehen, sondern aus Nachbarzellen, die sich zwischen die Markstrahlzellen seitlich eingedrängt und so eine Gefäßbrücke quer durch den Markstrahl ermöglicht haben. Da es jedoch in einigen Fällen nicht zu entscheiden war, ob nicht doch auch Markstrahlelemente sich am Bau derartiger Gefäßbrücken beteiligt haben, so wage ich darüber kein endgültiges Urteil abzugeben.

In diesen queren Gefäßverbindungen, die aus Kambiumteilzellen hervorgegangen sind, die noch ihre ursprüngliche Lage bewahrt haben, findet die Wasserleitung senkrecht zur Richtung der Polarität der Gefäßzellen statt. In einigen Fällen fand ich sogar Gefäßverbindungen, in denen die Stoffbewegung völlig entgegengesetzt der Polaritätsrichtung der Zellen vor sich gehen mußte; doch waren dies Ausnahmen. Auf quere Gefäßstränge machte schon Vöchting[1] bei seinen Untersuchungen an Transplantationen und später Simon[2] aufmerksam.

Die queren Gefäßbildungen sind von großem Interesse; sie zeigen, daß die Pflanze auch schon vor der völligen Umlagerung des Kambiums Mittel hat, in der Richtung des neuen Reizes Gefäßbahnen auszubauen. Mit zunehmender Umlagerung der Kambiumzellen tritt sehr rasch die normale Gefäßbildung wieder ein. Denn aus den umgelagerten Kambiumzellen gehen Gefäßelemente hervor, die von vorneherein in der neuen Richtung der Wasserleitung orientiert sind. An der dem Seitentrieb zugekehrten Seite des Haupttriebs findet am frühesten der normale Verlauf der Gefäße wieder statt entsprechend dem Verhalten der Kambiumzellen, die ebenfalls dort am frühesten sich umlagern. Je weiter fortgeschritten die Umlagerung der Kambiumzellen ist, desto rascher verschwinden die queren, zur Polaritätsachse der Zellen senkrechten Gefäßverbindungen und um so mehr erstrecken sich die Gefäßelemente wieder parallel zur neuen Polaritätsrichtung, so daß die Stoffbewegung in gleichsinniger Richtung mit der Polarität

[1]) Vöchting, H., Über Transplantation am Pflanzenkörper. Tübingen. 1892. S. 151—152.

[2]) Simon, S., Ber. d. d. bot. Ges. 1908.

der Bündel stattfinden kann. Die Pflanze ist also bestrebt, die Polaritätsachse ihrer Elemente gleichsinnig mit der Stoffbewegung zu regulieren.

Außer diesen Gefäßverbindungen treten gewundene Tracheïdenzüge auf. Auch diese durchbrechen als Stränge die Markstrahlen vielfach in querer oder schiefer Richtung (Fig. 14). Durch solche Gefäße, Tracheïden und andere Holzelemente werden die Markstrahlen immer weiter zerteilt in kleinere Gruppen. Auf diese Vorgänge habe ich schon früher im ersten Abschnitt hingewiesen. Wie sie sich im einzelnen gestalten, lehren am besten die Bilder der Serienschnitte Fig. 11 bis 16.

Mit der Längenzunahme der Zellen tritt der anfänglich vorwiegend parenchymatische Charakter des Holzes immer mehr zurück, dafür nimmt die Zahl der Holzfasern zu. Erst sind es kurze, dann immer längere Formen. In mazeriertem Material finden sich viele Fasern von S-förmiger Gestalt, mit zackigen Fortsätzen oder mit gegabelten Enden. Sehr viele von ihnen lassen schon durch ihre Form ihre Entstehungsweise erkennen. Aus parenchymatischen Zellformen, den kurzen Kambiumteilzellen, hervorgegangen, weisen sie einen mittleren breiten Teil auf, der sich an den beiden Enden plötzlich verschmälert und in lange geschlängelte und gezackte Fortsätze ausläuft. Diese Fortsätze sind durch das Spitzenwachstum der Faser entstanden. Dabei müssen sich die Spitzen zwischen den Nachbarzellen durch eigentümliche Krümmungen hindurchzwängen. Eine größere Zahl der Fasern wurde gemessen. Die Länge der kurzen Fasern beträgt im Mittel 0,27 bis 0,95 mm, während die mittlere normale Faserlänge 1,5 bis 1,9 mm ist. Die Zellen müssen also bei der Wiederherstellung ihrer normalen Länge um das zwei- bis siebenfache ihrer ursprünglichen Länge zunehmen.

Wie die Faserelemente mit fortschreitender Umlagerung gestreckter verlaufen, so nehmen auch die Gefäße und Tracheïdenstränge, die vorher treppenförmig oder in Windungen sich durch die unregelmäßig gelagerten Zellen hindurchziehen, wieder einen mehr geradlinigen Verlauf an. Die Gefäße setzen sich wieder aus langen Gliedern zusammen. (Vgl. Fig. 15 mit Fig. 16.)

Nach Wiederherstellung normaler Verhältnisse sind die

Elemente so angeordnet, daß die Spitzen benachbarter Zellen in gleicher Höhe nebeneinander zu liegen kommen. Zwischen den prosenchymatischen fallen kurze Zellen auf, die einzeln oder zu mehreren sich in Markstrahlzellen umgebildet haben. (Vgl. Fig. 16 bei m.) Die Markstrahlen sind im Gegensatz zu sonstigem Wundholz von keiner abnormen Größe, eine Tatsache, die wohl damit im Zusammenhang steht, daß die nach der Dekapitation überwiegend parenchymatischen Elemente rasch zugunsten der prosenchymatischen Elemente an Zahl abnehmen.

Diese beiden Erscheinungen sind auf die rasche Umlagerung der Zellen zurückzuführen, die durch den Einfluß des Seitentriebs zustande kommt. Dadurch finden die Elemente bald nach der durch die Dekapitation zunächst eingetretenen Störung ihrer Wechselbeziehungen wieder einen neuen Zusammenhang mit den Elementen des Seitentriebs. Die Korrelationsstörungen, wie sie sich anfangs in der geringen Differenzierung der Zellen geltend machen, werden aufgehoben. An die Stelle der alten treten neue innere Wechselbeziehungen nunmehr aber in der Richtung des Seitentriebs. Durch den Anschluß an die Gefäßbahnen des Seitentriebs erhalten auch die Gefäßzellen des Haupttriebs ihre normale Funktion wieder. Denselben Erscheinungen werden wir im Bastteil wieder begegnen.

Es seien noch einige interessante Beobachtungen über Spitzenwachstum im Holzteil mitgeteilt. Es ist nicht leicht zu beurteilen, in welchem Entwicklungszustande des Holzkörpers noch ein Spitzenwachstum stattfindet. Im allgemeinen wird man wohl annehmen können, daß im Kambium selbst und in den anstoßenden Jungholz- und Jungbastzonen das ganze Flächenwachstum der Elemente vollendet wird. Beobachtungen im fertigen Holz würden also dann nur die Bedeutung haben, daß früher bestehende Zustände bei der Verholzung der Zellwand konserviert worden sind.

In manchen Fällen ist es aber sicher auch möglich, daß Zellen mit ausgebildeter, z. B. verholzter Wand, lokal noch fortfahren in die Fläche und Länge zu wachsen, daß also das selbständige Wachstum der Elemente über das Meristem hinaus andauert. Und wenn das eintritt, so lassen sich manche Wachstumsvorgänge viel deutlicher als im Kambium verfolgen, weil die

Zellwände und die dazwischen verlaufenden Mittellamellen eine deutliche Differenzierung zeigen. Durch geeignete Färbung — mit Rutheniumrot und Gentianaviolett — treten die Unterschiede in der Wandstruktur aufs schönste hervor. Bei dem Eindringen der Fasern zwischen ihre Nachbarzellen quillt zuerst die Pektinlamelle auf und die Zellwände weichen mehr oder weniger auseinander, so daß ein Interzellularraum zwischen den Zellen entsteht (Taf. Fig. 1 und 2). Von der einen zur anderen Zellwand ziehen sich stellenweise Verbindungslamellen aus Pektin (l), die bei weiterem Vordringen der Zellspitze sich vollends auseinander trennen und auflösen. In diese vorgebildeten Interzellularen schiebt sich die Zellspitze bei ihrem Wachstum ein.

Vielfach treten aber diesem Vordringen Hemmungen entgegen. In einzelnen Fällen beobachtete ich ganz auffallende Krümmungen der Zellspitzen (Taf. Fig. 12), wenn die Nachbarzellen dem Spitzenwachstum Widerstand entgegensetzen. Die Zelle sucht sich dennoch zu verlängern und die Folge davon ist, daß sich die Zellwand an der Spitze in Falten legt und sich dabei stellenweise von der Nachbarzellwand loslöst. Ein derartiges Spitzenwachstum ist nur durch Intussuszeption möglich, denn eine Dehnung der Zellwand findet dabei nicht statt.

Einen Vorgang, wie er sich bei der Erbreiterung von Zellwandflächen abspielt, gibt Taf. Fig. 9 wieder. Die anfangs zusammenhängenden Nachbarzellen A und B sind im Begriff, völlig auseinander zu weichen, weil sich die Zelle C zu erbreitern sucht. Diese verläuft zu einem Teil unterhalb der Bildfläche und ist dort punktiert eingetragen. Bei e hängen A und B gerade noch zusammen, bei s sind noch Reste der aufgequollenen Pektinlamelle erhalten. Der Verlauf der losgelösten Zellwand von B ist dort ein wellig geschlängelter infolge des ungleichmäßigen Auseinanderweichens der beiden Zellen A und B.

Weiterhin bilden aber auch die Tüpfel für das Vordringen der Zellspitzen Hemmungen. Ich hatte mir bei den Verschiebungsprozessen, wie sie sich fortgesetzt bei der Zellumlagerung abspielen, immer wieder die Frage vorgelegt, wie denn die Plasmaverbindungen zwischen benachbarten Zellen, wie insbesondere die Tüpfel sich bei dem gleitenden Wachstum verhalten.

Führten einige Erscheinungen, wie ich sie im Kambium vorfand, wohl mit Wahrscheinlichkeit zu der Annahme, daß bei den Verschiebungen der Zellen Plasmaverbindungen gelöst und unterbrochen werden müssen, so war es mir doch nie möglich, im Kambium die Unterbrechungen direkt zu beobachten, weil die Kambiumzellwände fast keine Differenzierung zeigen. In den jüngsten Kambiumtochterzellen im Holzteil, deren Wände schon verdickt sind und Tüpfel führen, gelang mir in zwei Fällen, von denen einer auf Taf. Fig. 6 dargestellt ist, die Beobachtung einer Spaltung eines Tüpfels. Eine auswachsende Faser (f) schiebt sich eben zwischen zwei Nachbarzellen. Gerade vor der Zellspitze liegt eine Tüpfelverbindung jener Nachbarzellen. Durch die vordringende Zellspitze ist dieser Tüpfel so auseinander getrennt worden, daß die unverdickte Schließhaut (s) gespalten ist und zu je einer Hälfte an der jeweiligen Tüpfelhälfte der Zellen verläuft. Weiterhin ist auch noch die an die Schließhaut anschließende Mittellamelle ein Stück weit aufgespalten. Vor der vordringenden Zellspitze ist dadurch ein Interzellularraum entstanden, in den die Zelle bei weiterem Wachstum sich einschieben würde. Die beiden auseinandergespaltenen Tüpfelhälften haben ihre direkte Verbindung verloren. Die Plasmabrücken, die die Schließhaut des Tüpfels vermutlich einmal durchsetzt haben, sind infolgedessen unterbrochen.

Ergebnisse: Unmittelbar nach der Operation geht aus dem in Veränderung begriffenen Kambium (vgl. S. 29) abnormes Holz hervor; es besteht anfangs, wenigstens in gewissen Fällen, ganz aus kurzzelligem Parenchym, und erst allmählich treten wieder Fasern in ihm auf. Die Fasern entstehen durch Auswachsen zweier Enden der Kambiumzellen. Es konnten bei den Fasern, wenn sie sich durch Spitzenwachstum zu verlängern suchen, Tüpfelspaltungen festgestellt werden (Taf. Fig. 6). Die Gefäßbahnen bilden sich anfangs quer oder schief zur Faserrichtung aus (Fig. 17), um nach völliger Umlagerung des Kambiums wieder gestreckten Verlauf anzunehmen. Das Kambium bildet nunmehr wieder die gleichen Holzelemente wie ein normales Kambium; nur die Richtung der Zellen ist geändert.

3. Der Bastteil.

Ganz entsprechend der Untersuchung des Holzteils verfuhr ich auch bei der des Bastteils. Es wurden ebenfalls von Tilia von derselben Verzweigungsstelle, an der ich die Umlagerung des Holzteils untersucht hatte, Mikrotomserienschnitte durch die Rinde hergestellt. Eine bis ins einzelne gehende schrittweise Verfolgung der Zellen bei ihrer Umlagerung an Hand dieser Serienschnitte wurde bald aufgegeben, da die Verhältnisse durch die Vorgänge der Dilatation zu unübersichtlich sind. Ich begnügte mich daher mit einem allgemeinen Überblick über die Umlagerung und wählte zu dem Zweck vier charakteristische Bilder aus einer Serie von 40 aufeinanderfolgenden Tangentialschnitten aus (Fig. 19 bis 22).

Die Serie beginnt in den vor der Dekapitation gebildeten normalen Bastschichten und endigt in den umgelagerten, ebenfalls wieder normalen Bastschichten. Fig. 19 zeigt einen Schnitt, auf dem ein durch Dilatation erbreiterter primärer Markstrahl getroffen ist. Rechts und links von ihm ziehen sich Bastfasern, Bastparenchymzellen und Siebröhren hin, alle von normaler Ausbildung. Einige kleine sekundäre Markstrahlen sind dazwischen sichtbar.

Der nächste Schnitt (Fig. 20) bietet einen völlig veränderten Anblick dar. Entsprechend dem plötzlichen Übergang vom normalen zum abnormalen Zustand im Holzteil weist auch der Bastteil nach der Dekapitation eine völlig andere Zusammensetzung seiner Elemente auf. Die Zellen sind alle von parenchymatischer, großenteils isodiametrischer Gestalt, so daß die Markstrahlen sich nur noch undeutlich von den umliegenden Zellen unterscheiden. Durch das parenchymatische Gewebe ziehen sich bald in querer Richtung Brücken von Siebröhren (Si). Die Glieder der Siebröhren haben eine ganz ungewohnte Gestalt; sie bestehen aus isodiametrischen oder etwas verlängerten parenchymatischen Zellen, an deren Längswänden die Siebplatten ausgebildet sind, so daß quer zu ihrer ursprünglichen Polaritätsrichtung die Stoffwanderung stattfinden kann.

Solche Querstränge von Siebröhren durchsetzen, entsprechend den Gefäßsträngen im Holzteil, auch die Markstrahlen in querer

Richtung. Auf Fig. 18 ist ein Durchbruch eines Markstrahls (M) durch Siebröhren veranschaulicht. Es haben sich Markstrahlzellen an der Bildung von Siebröhren beteiligt und sind zu kurzen Siebröhrengliedern (Si) und Geleitzellen (G) umgebildet. Solche Markstrahldurchbrechungen bieten einen höchst eigentümlichen Anblick wegen dieser metamorphosierten Markstrahlelemente, die durch ihr Aussehen noch deutlich an ihre frühere Funktion erinnern.

Fig. 18. Tilia amer. Tangentialschnitt durch den Bast am Astansatz nach der Dekapitation des Haupttriebs = H. Querer Siebröhrenstrang = Si mit Geleitzellen = G zieht sich in der Richtung des Seitentriebs = S durch das Gewebe und durchbricht in seinem Verlauf den Markstrahl = M. Bp = Bastparenchym. Vergr. 250mal.

Mit fortschreitender Umlagerung werden die Markstrahlen immer weiter zerlegt und von Brücken seitlich hereinwachsender Zellen durchsetzt. Auf Fig. 20 ist eine derartige Markstrahlspaltung wiedergegeben. Infolge der Dilatation haben sich die Zustände, wie sie in der kambialen Region anfangs bestanden, verändert. Mit fortschreitendem Dickenwachstum (Fig. 21) hat sich auch die Brücke (Br) nachträglich immer mehr erbreitert durch Teilungen und Verschiebungen der hereingewachsenen Zellen. Eine

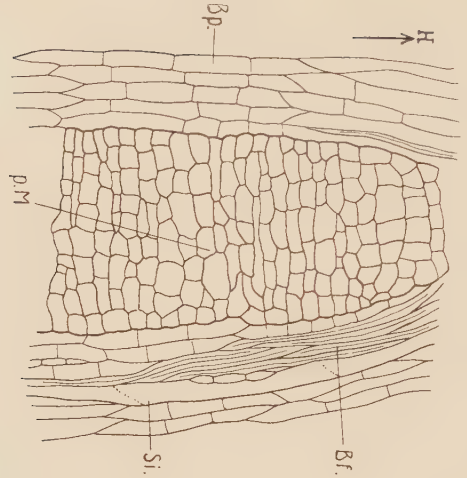


Fig. 19.

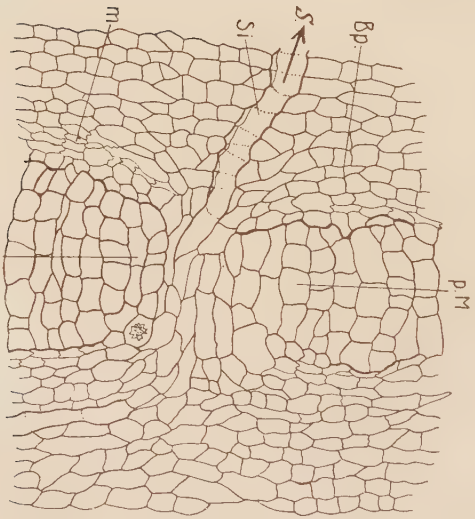


Fig. 20.

Figg. 19—20. Tilia amer. Die Entwicklung der Umlagerung. Serie von Tangentialschnitten durch den Bast am Astansatz. Der Bast ist in folgenden Zeitpunkten vom Kambium gebildet worden: Fig. 19 vor der Dekapitation des Haupttriebs; die Elemente sind normal orientiert in der Richtung des Haupttriebs; Fig. 20 nach der Dekapitation des Haupttriebs; die Elemente sind durch Querteilungen kurz und wenig differenziert; Fig. 21 während der Umlagerung; Fig. 22 nach völliger Umlagerung; die Elemente verlaufen alle in der Richtung des Seitentriebs.

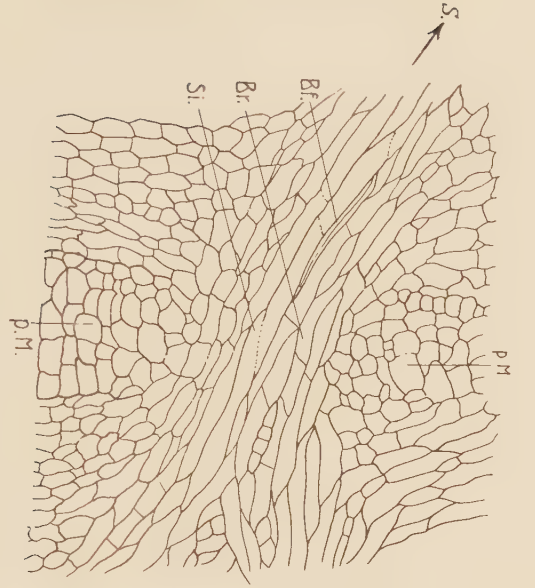


Fig. 21.

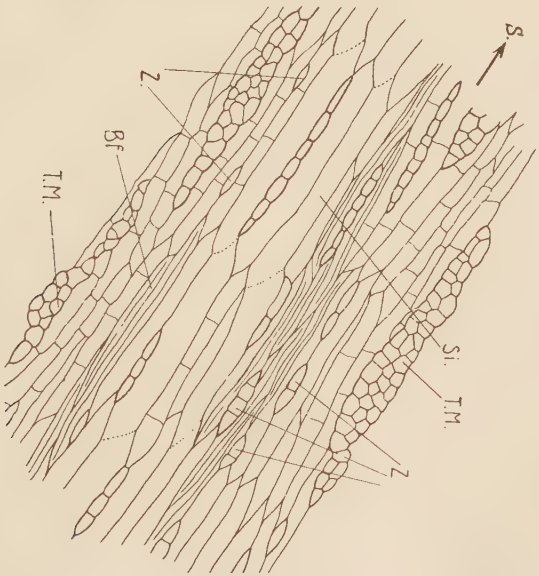


Fig. 22.

Figg. 21—22. Bf = Bastfasern, Bp = Bastparenchym, Br = Brücke der umgelagerten Elemente zwischen dem durchbrochenen Markstrahl, m = dünnwandige Parenchymzone, p. M. = primärer Markstrahl, S = Seitentrieb, Si = Siebröhren, T. M. = Teilmarkstrahlen, Z = einzelne Markstrahlzellen. Vergr. etwa 70mal.

auffallende Erscheinung zeigen Zellreihen, die entlang dem Markstrahl liegen (Fig. 20). Die Querwände dieser Zellen (m) sind sehr dünn und gefaltet; es hat manchmal den Anschein, als ob hier eine dünnwandige meristematische Zone sich längs der Markstrahlen erstreckt.

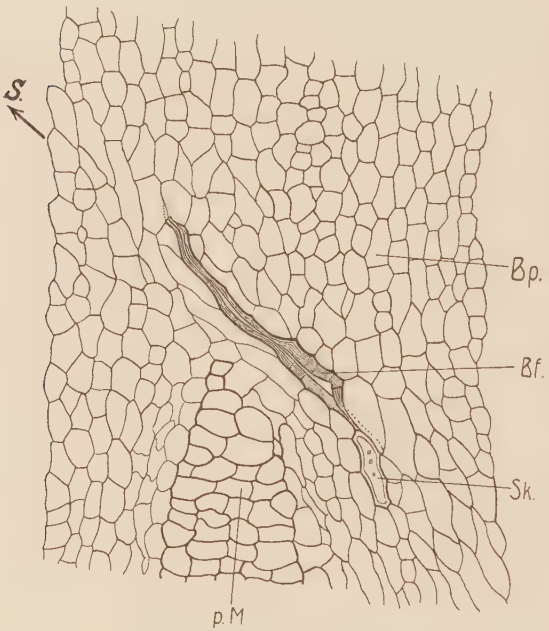


Fig. 23. Tilia amer. Tangentialschnitt durch den Bast am Astansatz vom Kambium nach der Dekapitation des Haupttriebs gebildet. Die Bastfaser = Bf hat sich in der Richtung des Seitentriebs = S durch das Bastparenchym = Bp hindurchgezwängt. p. M. = primärer Markstrahl, Sk. = Sklerenchymzelle. Vergr. etwa 80mal.

Entsprechend der Längenzunahme der Elemente verschwindet mehr und mehr der parenchymatische Charakter der Zellen. Bemerkenswert ist das Wiederauftreten von Bastfasern. Die ersten Elemente, die diesen Namen verdienen, haben die Gestalt von Parenchymzellen, jedoch verdickte Membran und spaltenförmige Tüpfel. Bald findet die übliche Längsstreckung dieser Elemente statt. Solchen Bastfasern kann man, wie früher auch bei den Holzfasern ausgeführt wurde, ihre Entstehungsweise ansehen. Der mittlere Teil ist erbreitert und stark verdickt, während die beiden verschmälerten Enden, die sich durch Spitzenwachstum nachträglich gebildet haben, lange geschlängelte Fortsätze bilden.

Auf Fig. 23 ist eine Bastfaser abgebildet. Sie hat sich durch das umliegende Parenchym in der Richtung des Seitentriebs verlängert und dabei entsprechend ihrer Lage

zwischen den vielen kurzen Zellen zackige Fortsätze ausgebildet. Mit ihrer Spitze sucht sie sich gerade zwischen zwei Zellen einzuzwängen und diese wie die vorhergehenden auseinanderzuspalten. Unterhalb der Faser ragt ein Teil eines primären Markstrahls in das Bild herein. Dieser zeigt noch die alte senkrechte Orientierung seiner Elemente in der Richtung des Haupttriebs. Andere parenchymatische Zellen dagegen haben sich schon schief in die Richtung des Seitentriebs umzulagern begonnen. Rechts unterhalb der Bastfaser ist eine sklerenchymatische Zelle von parenchymatischer Gestalt. Ein Vergleich dieser beiden letzteren Elemente zeigt die Entwicklung der Bastfasern zu normaler Gestalt.

An mazerierten Material wurden Messungen der während der Umlagerung entstandenen Faserelemente ausgeführt. Während normale Bastfasern eine durchschnittliche Länge von 2 mm erreichen, haben jene abnormen Elemente nur eine Länge von 0,27 bis 0,8 mm. Es müssen also die Fasern im Maximum ungefähr um das siebenfache ihrer ursprünglichen Länge zunehmen, um zu normalen Formen zurückzukehren, ein Verhältnis, das im Auge zu behalten ist, um die Bedeutung und Ausdehnung des Spitzenwachstums bzw. des gleitenden Wachstums sich zu vergegenwärtigen.

Es wurde immer wieder bei dem Streckungswachstum der Faserelemente auf die Notwendigkeit des gleitenden Wachstums hingewiesen. Ich verfolgte daher bei der Untersuchung des Bastteils das Spitzenwachstum der Bastfasern eingehender, um den Nachweis zu erbringen, wie sie sich zwischen einander schieben können. Zunächst beobachtete ich im ganz normalen jüngsten Bastteil, wo die Elemente noch alle in Streckung begriffen sind, daß die vordringende Zellspitze die Mittellamelle der Nachbarzellen aufspaltet. Es bildet sich ein kleiner Interzellularraum vor der Zellspitze und weiter vorne sind die Anfänge der Quellung der Pektinlamelle sichtbar. Als Färbemittel bei dieser Untersuchung benutzte ich wieder Gentianaviolett und Rutheniumrot.

An anderen Stellen fand ich einige Mal auch Zustände des Spitzenwachstums, in denen die Zellspitze der sich streckenden Bastfaser gerade eine Tüpfelverbindung der Nachbarzellen

gespalten hatte, ein Vorgang ganz ähnlich dem im Holzteil beobachteten. Auf Taf. Fig. 5 ist eine Tüpfelspaltung wiedergegeben. Die Spitze (s) der eindringenden Faser liegt gerade zwischen den beiden gespaltenen Hälften der Schließhaut. Infolgedessen ist die Verbindung der beiden Tüpfelhälften und vermutlich auch die Plasmabrücke, die durch den Tüpfel hindurch bestanden haben dürfte, unterbrochen. Vor der Zellspitze ist die Pektinlamelle schon eine Strecke weit auseinander gewichen. Weil diese Bastfaser aus den jüngsten Bastschichten stammt, die noch weitgehendes Spitzenwachstum zeigen, so können wir vermuten, daß die Zellspitze sich bei weiterem Wachstum nach vorwärts an dem aufgespaltenen Tüpfel vorbeischieben würde. Infolge davon würden die beiden Tüpfelhälften der Nachbarzellen aufhören zu korrespondieren.

Es sollte also möglich sein, Fasern zu finden, deren Tüpfel nicht miteinander korrespondieren. Trotz vieler Untersuchungen, die darauf hin gerichtet waren, gelang es mir nicht, solche Zustände zu finden. Meinte ich oft, einen derartigen Fall vor mir zu haben, so war es eben so gut möglich und sehr wahrscheinlich, daß zufällig der Schnitt nicht den Tüpfelkanal in seiner ganzen Erstreckung getroffen hatte, wie es auf der Fig. 5, Taf. bei t zu sehen ist. Solche nur teilweise getroffenen Tüpfelkanäle dürfen aber nicht mit einseitigen, nicht korrespondierenden Tüpfeln verwechselt werden.

Andererseits fand ich Fälle, die auf eine nachträgliche Ausbildung von Tüpfeln an der vordringenden Zellspitze mit Sicherheit schließen lassen. Auch an der Fig. 5, Taf. läßt sich dies, allerdings nicht so deutlich, wie ich es sonst fand, zeigen. Ehe die Zellspitze ihre jetzige Lage erreicht hat, befand sie sich aller Wahrscheinlichkeit nach auch einmal an der Stelle, wo jetzt die beiden ersten hinter der Spitze gebildeten Tüpfel (bei H) liegen. Damals durfte wohl die vordringende Zellspitze, die in der Figur bei T wenigstens an der einen Nachbarzelle sichtbare Tüpfelverbindung gespalten haben und dann an diesen auseinander gespaltenen Tüpfelhälften vorbeigewachsen sein. Die verhältnismäßig wenig verdickte Membran der Zellspitze könnte von diesen Tüpfelhälften der Nachbarzellen zur nachträglichen Ausbildung der fehlenden Hälften angeregt worden sein, wie

sie wenigstens teilweise auf dem Schnitt bei H getroffen sind. In anderen Fällen schien es, als ob auch die Möglichkeit bestände, daß nicht mehr korrespondierende Tüpfelhälften zuwachsen, nachdem sie ihre Funktion verloren haben.

Jedenfalls ist durch diese Beobachtungen von Tüpfelspaltungen beim Spitzenwachstum der Bastfasern der Nachweis erbracht, daß ein Gleiten der Zellen durch bestehende Plasmazusammenhänge, wie sie vermutlich sich in Tüpfeln finden, nicht gehindert wird, daß vielmehr die Zellen eine gewisse Bewegungsfreiheit besitzen, wie sie insbesondere für das Auswachsen kurzer Elemente zu Fasern notwendig ist.

In den Zellzügen, die aus einem völlig umgelagerten Kambium entstanden sind, zeigen sich wieder Fasern von der typischen Gestalt (Fig. 21 und 22). Die breiten Markstrahlen werden durch diese Zellzüge in kleine Teilmarkstrahlen zerlegt, die in der neuen Richtung des Seitentriebs orientiert sind. Die parenchymatischen Elemente treten jetzt mit zunehmender Umlagerung hinter den prosenchymatischen Zellen zurück. Die zunächst nach der Dekapitation gestörten Wechselbeziehungen werden durch die Umlagerung und den Anschluß der Elemente an die des Seitentriebs wieder hergestellt. So kehren auch die normalen Funktionen zurück und die Ausbildung der Zellen ist dementsprechend wieder eine gleichmäßig differenzierte.

Die Rückkehr zu normalen Verhältnissen zeigt der letzte Serienschnitt (Fig. 22). Analog wie im Holzteil fällt dabei auf, daß die Zellspitzen wieder in ziemlich gleicher Höhe nebeneinander liegen. Zwischen den gestreckten Zellen sind kleine, oft nur aus einer oder mehreren Zellen bestehende Markstrahlen (bei Z) als zersprengte Reste der früher bestandenen großen primären Markstrahlen sichtbar.

Endlich möchte ich noch auf Vorgänge hinweisen, die ich im Bastparenchym näher untersuchte. Es sind eigenartige, aber allgemein vorkommende Wandfaltungen. Schon im Kambium fielen mir beim Auseinanderweichen zweier Zellen infolge des Eindringens einer Zellspitze oder Kante Wandfaltungen auf (S. 20), die ich im Holzteil ausgesprochener wiederfand. Im Bastparenchym konnte ich jene Beobachtungen ergänzen. An sehr vielen Bastparenchymzellen bemerkte ich, daß die ursprünglich

aneinander liegenden Zellwände streckenweise sich voneinanderlösen, so daß Interzellularen zwischen den beiden Wänden entstehen; meist geschieht das Auseinanderweichen an Wandpartien, die zwischen zwei Tüpfeln liegen. Beim ersten Anblick erscheinen diese Interzellularen als Wandverdickungen, wie sie Krüger[1] besonders an Kambiumzellen beobachtet hat. Durch geeignete Färbung mit Rutheniumrot und Gentianaviolett stellte sich jedoch heraus, daß es hier durch Aufquellen der Pektinlamelle und darauf folgende lokale Loslösung der Zellen voneinander zur Bildung von Interzellularen gekommen ist. Die Zellwand hat sich dabei in keiner Weise verdickt, jedoch ist ihr Verlauf durch diese lokale Loslösung einzelner Wandpartien von der Nachbarzellwand ein geschlängelter.

Vielfach schien dieses Verhalten der Zellwände die Folge einer Keilwirkung von seiten anderer Zellen, die sich erbreitern und sich dabei zwischen ihre Nachbarzellen drängen. Auch im Holzteil hatte ich ähnliche Vorgänge beobachtet, auf die ich der Einfachheit der Darstellung halber erst jetzt näher eingehen möchte. Wie an den Bastparenchymzellen, so bemerkte ich auch an Holzparenchymzellen, daß die zwischen den Tüpfeln liegenden Wandpartien Faltungen aufweisen, während die Tüpfel den Zusammenhang mit den Nachbarwänden noch beibehalten.

In der Mehrzahl der Fälle scheint aber ein derartiges Auseinanderweichen der Zellen nicht auf einer mechanischen Druckwirkung zu beruhen, sondern als ein aktiver Wachstumsvorgang an lokalisierten Stellen der Zellwand für sich zu bestehen. Da zunächst eine Verschiebung der Zelle, die durch dieses Wachstum bedingt würde, durch den Zusammenhang mit den Nachbarzellen verhindert wird, so muß sich die verlängerte Zellwand ein- oder ausbuchten, d. h. in Falten legen. Einer Ausbuchtung setzt die Nachbarzellwand Widerstand entgegen. So erfolgt in der Regel eine Einbuchtung der verlängerten Wandpartien. Dadurch kommt der geschlängelte Verlauf der Zellwand zustande.

Es fragt sich nun, an welchen Stellen der Zellwand solch ein lokalisiertes Flächenwachstum vor sich gehen kann. Durch vergleichende Untersuchung ließ sich feststellen, daß die Lokali-

[1]) Krüger. Bot. Zeitg. 1892.

sierung insbesondere durch die Tüpfel bedingt ist. Denn die zwischen den Tüpfeln liegenden Wandpartien können sich strecken und einfalten, während durch die Tüpfel der Zusammenhang der Zellwände und damit der Zellen selbst garantiert ist. Taf. Fig. 7 zeigt zwei Bastparenchymzellen, die im Begriff sind, auseinanderzuweichen, vielleicht infolge der Keilwirkung der Bastfaser f. An den Längswänden sind besonders am oberen Teil der Zellen viele Interzellularen (i) entstanden und die Wände sind daher vielfach eingebuchtet. Ein Stück dieser Figur ist vergrößert wiedergegeben in der Fig. 8, Taf. Bei i ist ein Interzellularraum, bei z besteht noch der Zusammenhang der Zellen. Auf Fig. 3, Tafel ist zu sehen, wie Zellbrücken unterbrochen sind, bei a, während sie bei b noch bestehen. Bei c sind die Zellen eben im Begriff, sich voneinander zu trennen. Fig. 4, Taf. gibt einen Teil einer Bastparenchymzelle wieder aus mazeriertem Material; bei w sind die Wandeinbuchtungen zwischen den Tüpfeln (t) zu sehen. Der geschlängelte Verlauf der Wände der Bastparenchymzellen ist besonders deutlich an der Fig. 10 und 11, Taf. zu erkennen. Die aufgequollenen Stellen (q) und die daraus entstandenen Interzellularen (i) sind meist linsenförmig. Doch finden auch längliche Verschmelzungen von Interzellularen statt (z. B. bei V).

Ob wir es hier mit Wachstumsvorgängen zu tun haben, die nach Beendigung des Wachstums der Kambiumzellen noch von deren Tochterzellen in Holz und Rinde weiter geführt werden, ist schwer zu entscheiden. Jedenfalls läßt sich keine scharfe Grenze ziehen, in welchem Zeitpunkt die Zellen mit derartigem Wachstum ihrer Membranen aufhören. Es wäre möglich, daß durch längere Dauer der Vorgänge an den Zellen über ihren kambialen Zustand hinaus die Wachstumerscheinungen sich noch bedeutend stärker entwickelt haben, so daß sie einer Beobachtung dadurch erst richtig zugänglich geworden sind. Auf Grund dieser Erwägungen und durch Kombination der einzelnen beobachteten fertigen Wachstumsstadien der Zellwände bin ich zu der Vorstellung gekommen, es könnten auch an den Kambiumzellen wie hier an den Bastparenchymzellen zunächst durch lokales Wachstum und Einbuchtung (Fig. 11, Taf. bei a) die Wände sich voneinander trennen, um bei

weiterem Wachstum sich wieder aneinander anzulegen, nachdem eine gegenseitige lokale Verschiebung nach der Lockerung des Zusammenhanges stattgefunden hat. Es könnte in einem solchen Fall die Zellspitze (Vgl. Fig. 11, Taf. bei s) bei ihrem Weiterwachsen sich von der Nachbarwand (bei b) loslösen und strecken, so daß die Einbuchtung (bei a) verschwinden würde. Der ganze vordere Teil der Zelle hätte sich dadurch an der Nachbarzelle vorbei nach vorwärts geschoben. Auf solche Weise könnte ein Gleiten ganzer Zellen aneinander vorbei stattfinden durch eine Wachstumsbewegung, die sich beinahe mit einer Kriechbewegung einer Raupe vergleichen ließe. Diese lokalen Wachstumserscheinungen an Zellwänden erinnern an Vorgänge, wie sie schon Pfeffer[1] angenommen hat, wenn er schreibt: »durch ein regulatorisch gelenktes lokalisiertes Lockern und Wiedervereinigen ist auch bei ausgiebigem Gleitwachstum erreichbar, daß der feste Verband der beteiligten Zellen keinen Augenblick verloren geht«. Die ursprünglich fest verbundenen Zellen gewinnen durch die lokale Isolierung ihrer Wände eine gewisse Freiheit der Bewegung, die notwendig ist zu einem für den Organismus unentbehrlichen regulatorischen Wachstum seiner Elemente.

Ergebnisse: Wie im Holzkörper so finden wir auch im Bastteil anfangs viel Parenchym, das auf die Dekapitation hin aus den Kambiumteilzellen sich gebildet hat. An den Bastparenchymzellen fallen Wandfaltungen auf, die auf Verschiebungen der Zellwände hinweisen. Unter den Bastfasern kommen merkwürdig gekrümmte Formen vor. Wie bei den Holzfasern finden auch bei ihnen durch Spitzenwachstum Tüpfelspaltungen statt (Taf. Fig. 5). Den queren Gefäßsträngen entspricht das Vorkommen querer Siebröhren (Fig. 18 und 20), die in ihrem Verlauf Markstrahlen durchbrechen. Es bilden sich dabei Markstrahlzellen zu kurzen Siebröhrengliedern und Geleitzellen um. Die für den Bast charakteristischen breiten primären Markstrahlen werden bei der Umlagerung durch die Zerspaltung im Kambium und nachherige Dilatationserscheinungen in kleine Teilmarkstrahlen aufgelöst.

[1]) Pfeffer. Pflanzenphysiologie. 1904. **2**, 52.

II. Die Zellumlagerung an Verzweigungen nach Verlust des Haupttriebs bei Trauerbäumen und bei sympodialem Wachstum.

Waren die Zellumlagerungen, die ich bisher beschrieb, Folgeerscheinungen künstlicher Eingriffe, so sei im folgenden noch auf Umlagerungen hingewiesen, wie sie bei natürlichem Wachstum an Verzweigungsstellen bei Trauerbäumen und bei Sympodienbildung ganz allgemein auftreten.

An Trauerbäumen ist es eine bekannte Erscheinung, daß die Seitenzweige an der oberen Biegung der abwärts hängenden Äste gefördert werden, während die nach abwärts gerichteten Haupttriebe sehr oft im Wachstum zurückbleiben oder mit der Zeit absterben. Dadurch entstehen jene charakteristischen, knieförmigen Verzweigungssysteme. Bei Salix babylonica und besonders bei Sophora japon. var. pendula fiel mir auf, wie die abwärts gerichteten Triebe in regelmäßiger Folge jeweils bis herauf zur Verzweigungsstelle des kräftigsten Seitentriebs auf der Krümmungshöhe absterben, ein Vorgang, den Vöchting[1] genau beschrieben hat. Durch das Absterben tritt eine »natürliche« Dekapitation des Haupttriebs über der Verzweigungsstelle ein. Diese Störung des Gleichgewichts zwischen den beiden Trieben findet in der anatomischen Struktur der Verzweigungsstelle ihren Ausdruck, bei deren Betrachtung uns der Satz Berthold[2] einfällt: »Der Organismus der Pflanze ist ein selbstregistrierender Apparat von höchster Vollendung, der, solange er lebt, die Geschichte seines Lebens bis in alle Einzelheiten aufzeichnet, in den Verhältnissen seiner äußeren und inneren Organisation dokumentarisch niederlegt.«

In ganz entsprechender Weise wie nach den geschilderten Dekapitationen des Haupttriebs gehen auch hier die Zellumlagerungen an der Verzweigungsstelle vor sich, die ich eingehend bei Sophora jap. var. pend. untersucht habe. Die Kambiumzellen teilen sich quer, die Teilzellen verlängern sich durch

[1]) Vöchting, H., Über Organbildung im Pflanzenreich. II. Teil. Bonn. 1884. S. 79ff.

[2]) Berthold, G., Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation. I. Teil. Leipzig. 1898. S. 4.

Spitzenwachstum in der Richtung des Seitentriebs. Die Markstrahlen werden dabei zerteilt. Die Derivate der sich umlagernden Kambiumzellen bestehen im Holzteil aus überwiegend parenchymatischen Elementen. Die Gefäße verlaufen zunächst quer zur Faserrichtung. In der Mehrzahl setzen sie sich anfangs aus kurzen, tonnenförmigen Zellen zusammen. Mit der zunehmenden Umlagerung der Elemente nehmen die Zellen immer gestrecktere Formen und geradlinigen Verlauf an. Die Gefäße erstrecken sich nunmehr längs der neuen Richtung, und die Stoffbewegung kann in der Folge wieder gleichsinnig mit der Polaritätsrichtung der Elemente vor sich gehen. Die während der Umlagerung gebildeten Holzfasern haben vielfach gewundene S-förmige Gestalt, mit zackigen Fortsätzen und gegabelten Enden. An ihrer Gestalt läßt sich ihre Entstehung aus ürsprünglich kurzen parenchymatischen Elementen verfolgen, denn der mittlere breite Teil verschmälert sich oft plötzlich zu langen Spitzenfortsätzen, mit denen sie sich durch die Nachbarzellen dem Seitentrieb zu durchgezwängt haben. Während der Umlagerung beträgt die Länge der Holzfasern 0,2—0,6 mm, nach Wiederherstellung normaler Verhältnisse 0,8—1 mm.

Während im allgemeinen bei der Umlagerung die Zellen an der Verzweigungsstelle sich polar verhalten, d. h. mit ihren Sproßpolen sich dem Seitentrieb, mit ihren Wurzelpolen der Wurzel zuwenden, fiel mir auf einigen Tangentialschnitten auf, daß dort manche der kurzen Kambiumteilzellen nicht mit ihren Sproßpolen, sondern mit den Wurzelpolen dem Seitentrieb zustreben. Auch die Markstrahlen gewähren dort einen eigentümlichen Anblick. Sie sind durch jene zuletzt genannten Zellen durchwachsen und zerspalten und kreisförmig angeordnet, ähnlich wie in Knäuelbildungen im Wundholz. Jene Fasern, die sich nicht in normaler Weise polar in die Richtung des Seitentriebs eingestellt haben, sind entweder sehr kurze Elemente oder jedenfalls aus kurzen Teilzellen hervorgegangen, die infolge der Störung ihrer Polarität nach dem Absterben des Haupttriebs ihr polares Wachstum ändern. Es sieht also aus, als ob ihre Polarität völlig umgekehrt sei. Ob derartige Vorgänge häufiger

vorkommen, soll in Abschnitt IV durch Versuche an invers eingepflanzten Weiden festgestellt werden.

Ist der abwärts hängende Haupttrieb im Wachstum zunächst nur sehr zurückgeblieben, und hat er schon frühzeitig im Sommer sein apicales Wachstum eingestellt, ohne aber schon Spuren eines Absterbens zu zeigen, während der an der oberen Krümmungsstelle entspringende Seitentrieb noch mitten im kräftigen Wachstum ist, so treten an der Verzweigungsstelle ebenfalls die ersten Anfänge der Umlagerung auf. Im Kambium konnte ich stellenweise Querteilungen und den Beginn eines seitlichen Spitzenwachstums in der Richtung des Seitentriebs finden.

Infolge zunehmender Förderung des Seitentriebs bilden sich, während der Haupttrieb im Wachstum zurückbleibt, beim Dickenwachstum an der Verzweigungsstelle mehr Zellen aus, die in der Richtung des Seitentriebs orientiert sind, als solche, die dem Haupttrieb angehören. So kommt es zu einer ganz allmählichen Richtungsänderung der Fasern. Erst mit dem völligen Aufhören des Wachstums des Haupttriebs beginnt aber eine eigentliche Umlagerung der dem Haupttrieb angehörenden Elemente an der Verzweigungsstelle. Denn nun hat der Richtungsreiz des Haupttriebs keinen Einfluß mehr auf diese letzteren und diese wenden sich infolgedessen dem Seitentrieb jetzt zu.

Ähnliche Verhältnisse konnte ich auch bei sympodialer Ausbildung der Verzweigungssysteme finden, wenn der Haupttrieb regelmäßig nach einiger Zeit einging, z. B. an Sambucus, Populus tremula, Ulmus.

An ganz normalen Verzweigungen dagegen beobachtete ich nie Umlagerungen, weil dort ein Gleichgewicht zwischen dem Richtungsreiz des Haupttriebs und Seitentriebs besteht.

Was die Umlagerung der Elemente an Wurzelverzweigungen betrifft, so möchte ich besonders auf die Arbeit von Rywosch[1] hinweisen, der feststellte, daß in der Mutterwurzel Tracheïdenzüge als Neubildungen der Mutterwurzel zu der Seitenwurzel hin entsendet werden.

[1]) Rywosch, S., Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Seitenwurzeln der Monokotylen. Zeitschr. f. Bot. 1909.

Ergebnisse: Wenn an Trauerbäumen und sympodialen Verzweigungen ein Seitenzweig sich stärker entwickelt als der Hauptast, und letzterer abstirbt, so tritt am Astansatz die gleiche Umlagerung der Zellen ein, wie an künstlich dekapitierten Verzweigungen. (Vgl. die Ergebnisse S. 29, 39 und 50.)

III. Die Zellumlagerung an queren, schiefen, schraubigen und Längswunden.

Die Untersuchungen knüpfen an die Arbeiten von de Vries an, der die Aufeinanderfolge der Elemente im Wundholz genau festgestellt hat. Im Zusammenhang mit den Beobachtungen, die ich bei der Zellumlagerung an Verzweigungen nach der Dekapitation des Haupttriebs machte, richtete ich meinen Blick auch auf die Vorgänge bei der »Wundholzbildung« und zwar erstens auf das Auftreten kurzer Elemente, zweitens auf die Richtung der Zellen und weiterhin auf die Ausdifferenzierung der Elemente im Wundholz und Kallusgewebe.

1. Querteilungen der Kambiumzellen.

Wie de Vries nachgewiesen hat, tritt nur bei solchen Wunden eine auffallende Wundholzbildung ein, die das Kambium in querer Richtung treffen. Solche Wunden sind ringförmige Entrindungen, quere und schiefe Einschnitte, quere Verwundungen des Kambiums an abgelösten Längsstreifen der Rinde. An Längswunden, die durch genau der Zweigachse parallel verlaufende Schnitte oder durch eine Ablösung der Rinde ohne quere Verletzung des Kambiums entstehen, sind die Veränderungen im Gewebe von viel einfacherer Natur. Vor allem finden in den Kambiumzellen keine Querteilungen statt, und infolgedessen entstehen keine kurzen Elemente in Holz oder Rinde.

Diese Ergebnisse bestätigten sich in meinen Versuchen, die ebenfalls an Tilia angestellt wurden. Querteilungen treten stets auf als Folge einer queren Unterbrechung des Kambiums in seinem Längszusammenhang. Die Teilungen finden sich nur in der der Wunde naheliegenden Zone oberhalb und unterhalb von ihr. Mit zunehmender Entfernung von der Wunde nimmt die Zahl der Querwände ab. Infolgedessen

sind die Teilzellen in unmittelbarer Nähe der Wunde von isodiametrischer Gestalt, weiter entfernt kurzzellig und durch Spitzenwachstum wieder zugespitzt. Die kurzen Teilzellen zeigen große Beweglichkeit, wuchern über die Schnittstelle heraus und nehmen schließlich als Kalluszellen mehr oder weniger rundliche, allseits gerichtete Formen an. Diese zeigen selbständiges Wachstum und suchen sich über die freie Wundfläche auszubreiten.

Markstrahlen: Eine auffallende Erscheinung, die mit den Querteilungen im Kambium zusammenhängt, ist die Zunahme der Markstrahlen unterhalb und oberhalb von Querwunden. In besonderer Weise fiel mir dies bei folgendem Versuch auf: Anfang März 1913 hatte ich an einigen Zweigen von Tilia Verwundungen in der Art ausgeführt, daß ich zwei quere, ca. 2 cm lange Einschnitte in 1 cm Entfernung voneinander mit dünnem scharfem Messer durch die Rinde und das Kambium führte. Während des Sommers waren die Schnittstellen im Kambium wieder rasch verwachsen und von diesem aus war eine Brücke aus neugebildeten Tochterelementen nach der Holz- und Rindenseite zu entstanden. Auf dem Radialschnitt durch die Wundstelle waren noch im alten vor der Verwundung gebildeten Holz und Rinde die Schnitte sichtbar. Die damals verletzten Zellen hatten (vgl. Fig. 24 bei a) sich gebräunt, während die neuentstandenen Zellen der Brücke (B) sich durch ihre hellere Farbe von diesen unterschieden. Diese neugebildeten Zellschichten erstreckten sich nach oben und unten über die Schnittstellen hinaus und verbanden die getrennten Gewebe wieder miteinander.

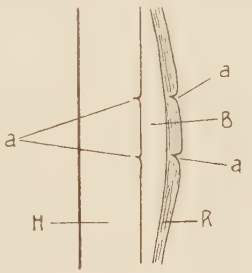


Fig. 24. Tilia amer. Schema. Radialer Längsschnitt durch Holz = H und Rinde = R. Bei a einfache Querwunden, die durch eine nach der Verwundung entstandene »Brücke« = B überbrückt sind. Verkl. $^4/_5$.

Auf tangentialen Serienschnitten, die ich durch die zwischen den queren Einschnitten neu entstandenen Holz- und Rindenschichten führte, ließ sich feststellen, daß mit dem Augenblick der Unterbrechung des longitudinalen Zusammenhangs der Elemente durch die Einschnitte eine plötzliche auffal-

lende Zunahme der in radialer Richtung wirksamen Markstrahlen erfolgte. An manchen Stellen vermehrten sich die Markstrahlen um das zwei- bis dreifache ihrer vorherigen Zahl. Entsprechend dieser Erscheinung nahm auch die Zahl der parenchymatischen Elemente zu, während die gestreckten Elemente, insbesondere aber auch die Leitelemente zurücktraten. Schon de Vries macht auf die Zunahme der Markstrahlen an Querwunden aufmerksam, ebenso Vöchting[1], der diese Erscheinung besonders an Zweigen von Cydonia jap. mit verkehrt eingesetzten Rindenringen beobachtete.

2. Die Faserrichtung.

An einigen Wunden hatte ich durch eingeschobene Zinkblechstreifen, die mit Baumwachs überzogen waren, eine Verwachsung der Wundflächen verhindert, um zu beobachten, wie der Faserverlauf sich dann bei den oberhalb und unterhalb der Wunde liegenden Zellen gestaltet.

An Querwunden verlängern sich die zuerst entstandenen Kambiumteilzellen durch Spitzenwachstum und wenden sich dabei nach den Rändern der queren Einschnitte zu. So bekommen die Kambiumzellen Anschluß an die zu beiden Seiten der Wunde verlaufenden Fasern. Diese Umlagerungen gehen ganz analog denen an Verzweigungsstellen nach Dekapitation des Haupttriebs vor sich, und sie haben offenbar ähnliche Ursachen wie dort. Dem Richtungsreiz des Seitentriebs entspricht in diesem Fall der Richtungsreiz des Sprosses, dem die Zellen selber angehören; dieser kann aber nur von der Seite her wirksam sein, da die direkte Verbindung nach oben bzw. unten infolge des queren Einschnitts unterbrochen ist. In Fällen, in denen eine sofortige Wiederverwachsung der Wundflächen ermöglicht ist (wie z. B. bei dem S. 55 beschriebenen Versuch) erfolgt auch keine dauernde seitliche Umlagerung, wenngleich zuerst ebenfalls Änderungen im Wachstum und Faserverlauf der Kambiumzellen auftreten.

Die Störungen im Faserverlauf des Wundholzes durch Bildung von Knäueln hat Mäule[2] eingehend untersucht. Seine

[1]) a. a. O. S. 133ff.

[2]) Mäule, C., Der Faserverlauf im Wundholz. Bibl. Bot. 1895.

Angaben kann ich nur bestätigen und verweise daher auf seine Untersuchungen.

An dekapitierten Trieben teilen sich die Kambiumzellen unterhalb der Schnittstelle wie an Querwunden. Meist starben die dekapitierten Triebe von Tilia allmählich ab bis herunter zu einem Seitenast oder einem Adventivtrieb. An zwei dekapitierten Zweigen konnte ich unterhalb der Dekapitationsstelle eine Änderung der Faserrichtung bemerken. Es hatte sich nämlich dort an einer Seite der Wunde ein Kallus ausgebildet. Diesem zu wandten sich nun durch Spitzenwachstum sich verlängernd die Kambiumteilzellen. Es kommt also auch schon durch den Reiz eines Kallus zu einer Umlagerung der Zellen.

An schiefen und schraubigen Wunden lagern sich die Kambiumzellen derart um, daß sie nachher in schiefer bzw. schraubiger Richtung verlaufen.

An einfachen Längswunden scheiteln sich am oberen und unteren Ende der Wunde die Zellen, indem sie zuerst links und rechts ausbiegen und dann den Längsschnitten parallel verlaufen.

Aus den Beobachtungen über die Umlagerung an Wunden geht hervor, daß die Zellen einen normalen Anschluß an die von der Verwundung unberührt gebliebenen Elemente des Triebes suchen. Man muß also schließen, daß jede Achse auch auf ihre eigenen Kambiumzellen einen Richtungsreiz ausübt. Wenn Mäule[1] aber sagt, daß für den äußeren Aufbau des Wundholzkörpers hauptsächlich nur zwei Faktoren maßgebend seien, nämlich »das Streckungsbestreben der Elemente des Wundholzes, das den Verlauf der Fasern im großen und ganzen bestimmt, und die Polarität der Zellen, welche dem Einzelverlauf der Fasern, insonderheit bei den Störungen, zugrunde liegt«, so können wir ihm nicht ganz folgen.

An früherer Stelle (vgl. S. 29) und auch bei den Untersuchungen an verschiedenen Wunden konnte ich zeigen, daß der polare Richtungsreiz eines Sprosses neben den inneren polaren Eigenschaften der einzelnen Zellen von größter Bedeutung für das Wachstum einer Gesamtheit von Zellen ist. Es handelt sich bei den Umlagerungen der Zellen auch im Wundholz nicht nur um

[1]) Mäule, C., Der Faserverlauf im Wundholz. Bibl. Bot. 1895.

ein bloßes Streckungsbestreben der Fasern, das von einem mehr oder weniger großen Widerstand der Nachbarzellen abhängig ist, sondern außerdem um ein regulatorisch gelenktes Wachstum. Wo dieses letztere, d. h. wo ein polarer Richtungsreiz eines Sprosses fehlt, kommt es trotz dem Streckungsbestreben und trotz der polaren Eigenschaften der einzelnen Zellen zu keinem geregelten, einheitlichen Faserverlauf einer Gesamtheit von Zellen. Solche Zustände treten vielfach bei den Störungen und Knäuelbildungen im Wundholz auf. Denn den Zellen unterhalb einer breiten klaffenden Querwunde fehlt zunächst ein gemeinsamer polarer Richtungsreiz, wie er zwischen entgegengesetzten Vegetationspunkten (Wurzel- und Sproßspitzen) als Polen wirksam ist. Die Folge davon ist, daß die richtungslosen Zellen einen regellosen Verlauf (Wirbelzonen) annehmen. Erst mit der Zeit vermag von den Seiten her der polare Richtungsreiz die Zellen wieder in einheitlicher Richtung um die Wunde herum den polaren Anziehungszentren entgegen zu lenken.

Überwallung von Baumstüpfen. Ein geradezu mustergültiges Beispiel dafür, wie das Wachstum der Zellen sich bei fehlendem polaren Richtungsreiz gestaltet, haben wir an überwallten Tannenstümpfen. Meine Untersuchungen konnte ich an einem überwallten Weißtannenstumpf ausführen, der mir aus der Sammlung des hiesigen botanischen Instituts zur Verfügung gestellt wurde. Die Tanne hatte ein Alter von 127 Jahren und einen Durchmesser von ca. 20 cm, als sie gefällt worden war. Nach der Fällung des Stammes hatte das Dickenwachstum des Stumpfes noch 31 Jahre fortgedauert, und es war während dieser Zeit eine ca. 1½ cm breite Holzschicht am ganzen Umfang des Stumpfes entstanden, die ebenso, wie früher der Stamm, exzentrisches Dickenwachstum aufwies. Allein das Kambium beschränkte sich nicht auf die einfache Verdickung des Stumpfes, sondern es bildete auch an der Wunde einen Kallus, der nach und nach die ganze Schnittfläche kappenförmig überwallte und völlig einschloß. Es machte immer einen ganz merkwürdigen Eindruck auf mich, daß nach der Fällung des mächtigen Baumes der stehengebliebene Stumpf während vieler Jahre weitergelebt und dieses eigentümliche Organ als Schutzkappe über sich gezogen hatte.

Bei der Untersuchung der Holzschichten, die nach der Fällung sich gebildet hatten, fand ich deutliche Jahrringe sowohl an der Überwallungskappe als auch an dem Umfang des Stumpfes; nichtsdestoweniger aber war der Verlauf der Fasern mit der Zeit ein völlig gestörter geworden. Es treten alle möglichen Zellzüge auf, die sich kreuzen oder einander ausweichen; es entstehen jene charakteristischen Wirbelzonen, die oft kreisrund, beinahe geometrisch regelmäßig angelegt sind. Diese Störungen sind, wie in der Überwallungskappe gerade so auch in der Zuwachszone am ganzen Umfang des Stumpfes, auch weit entfernt von der Kalluskappe, zu treffen. Fig. 25 veranschaulicht eine Wirbelbildung. Die Abbildung ist nach einem Tangentialschnitt angefertigt, der durch das jüngste Holz der Zuwachszone des Stumpfes 10 cm unterhalb der Überwallungskappe geführt wurde. Die Pfeile geben die Polaritätsrichtung der Elemente an. Von links unten (bei A) ziehen sich die Zellen geradeaus nach oben in der Richtung zur Kalluskappe, wenden aber (bei B) im Bogen nach rechts, um (bei C) schließlich abwärts, also der Wurzel zu, zu wachsen. Dabei stoßen sie (bei D) mit den von unten rechts aufsteigenden Zellen zusammen und zwar mit den gleichnamigen Polen. Die letztgenannten Zellen suchen (bei E) durch Krümmung ihrer Spitzen den gleichnamigen Polen auszuweichen. Das gleiche Verhalten zeigen die Fasern bei F, wo der von oben rechts kommende Zellzug auf die von A entgegenwachsenden Zellen mit gleichnamigen Polen trifft.

Bei diesen Wachstumserscheinungen zeigt es sich, wie im Einzelverlauf (selbst in den Wirbelzonen) die Zellen möglichst ihrer polaren Eigenschaft nach sich zu strecken und mit ihren gleichnamigen Polen auszuweichen suchen, wie aber im Gesamtverlauf der Zellen das Fehlen einer gemeinsamen Richtung, in der die Zellen durch einen Richtungsreiz gelenkt polar wachsen können, sich immer mehr bemerkbar macht. Die einheitliche Richtung ist den Zellen des Tannenstumpfes durch die Fällung des Stammes verloren gegangen. Denn es besteht keine ausgeprägte polare Anziehung mehr durch zwei entgegengesetzte Vegetationspunkte als Anziehungszentren für die Zellen. Wohl übt zunächst der Kallus einen Reiz auf die Zellen aus, dem

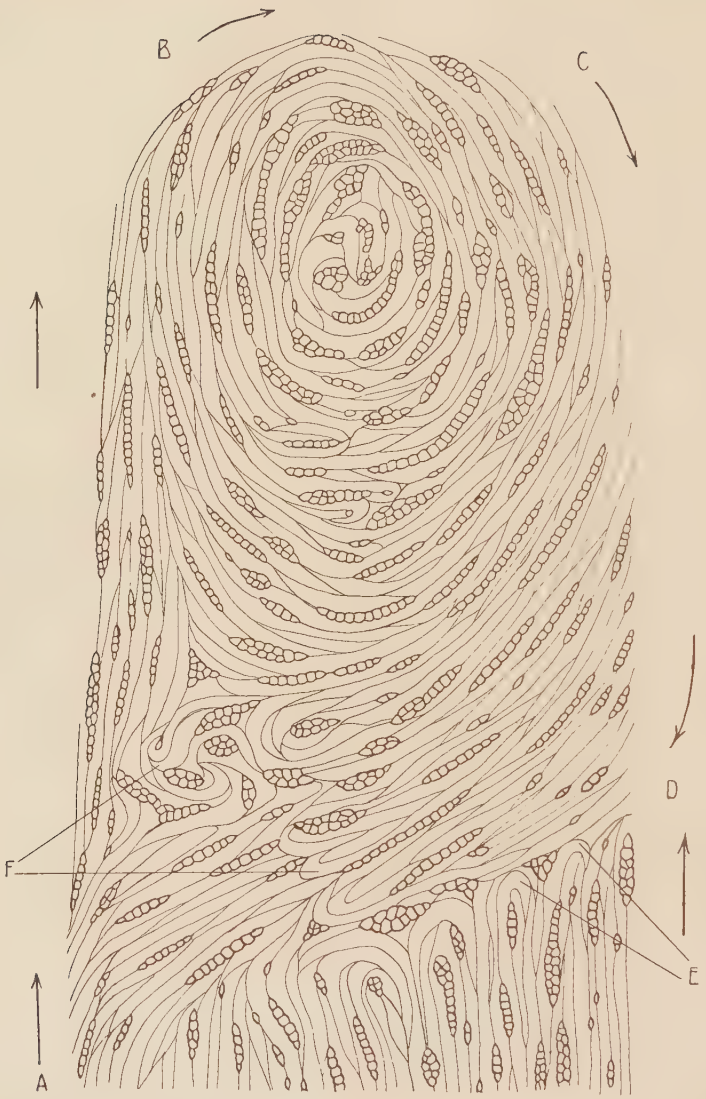


Fig. 25. Abies alba. Tangentialschnitt durch das Holz eines Baumstumpfes 10 cm unterhalb der Überwallungskappe. Wirbelbildung der Fasern infolge des Verlustes des polaren Richtungsreizes im Baumstumpf. Die Pfeile geben die Richtung der Polarität der Elemente an. Erklärung im Text. Vergr. 36mal.

sie auch anfangs folgen. Während der 31 Jahre, in denen der Stumpf noch weiter gewachsen war, hatten aber die Störungen im Faserverlauf, die durch die Dekapitation eingetreten waren, nicht abgenommen. Vielmehr hatte bei fortschreitendem Dickenwachstum des Stumpfes die Verwirrung der Zellen immer weiter zugenommen, ein Verhalten das uns ganz natürlich erscheint, da eine Entwirrung des einmal gestörten Faserverlaufs nur durch einen polaren Richtungsreiz ermöglicht wird. Dieser kann z. B. die allmähliche Wiederherstellung des normalen Faserverlaufs nach bedeutenden Störungen an Querwunden bewirken.

Konnte an anormalen Verhältnissen gezeigt werden, von welcher Bedeutung für eine Wiederherstellung des normalen Wachstums der Zellen der polare Richtungsreiz in der Pflanze ist, so erscheint seine Mitwirkung am normalen Aufbau der Pflanze ebenso notwendig. Der geradlinige Faserverlauf der Elemente in der normalen Pflanze, wie die durch Verzweigungen hervorgerufenen Änderungen im Faserverlauf, sind von dem polaren Richtungsreiz der Vegetationspunkte mit bestimmt. Durch diesen wird das Wachstum des interkalaren Vegetationspunktes, des Kambiums, regulatorisch beeinflußt.

3. Ausdifferenzierung der Elemente.

Die von den Kambiumteilzellen gebildeten Tochterzellen des Wundholzes bleiben längere Zeit bis zur Wiederherstellung eines normalen Zusammenhanges mit dem übrigen Gewebe durch Umlagerung oder Wiederverwachsung der Wundflächen hinsichtlich ihrer Ausdifferenzierung hinter den normalen Holzelementen zurück. Die parenchymatischen Zellen überwiegen über die prosenchymatischen. Die nach der Unterbrechung des longitudinalen Zusammenhanges sistierte Ausbildung von Faserelementen beginnt meist erst spät wieder. An schnell verwachsenden einfachen queren Einschnitten kehren rascher die normalen Holzelemente zurück als an klaffenden breiten Querwunden, an denen größere Kallusbildungen auftreten. Mit dem Anschluß an das normale Gewebe, wie er durch Umlagerung erreicht wird, bilden sich wieder typische Leitelemente,

die auf kürzestem Wege eine Verbindung zu den normalen Elementen herstellen. Entstehen anfangs quere Gefäßzüge aus kurzen tonnenförmigen Zellen, so verschwinden diese mit zunehmender Umlagerung zugunsten normal gestreckter Gefäße.

An dekapitierten Trieben ist im allgemeinen das Dickenwachstum sehr beeinträchtigt. Bildet sich ein Kalluswulst an der Dekapitationsstelle, so findet ein ganz geringer keilförmiger Zuwachs in die Dicke statt. An dekapitierten Zweigen entstehen manchmal in der Nähe der Dekapitationsstelle Adventivtriebe und unterhalb von diesen tritt lokales Dickenwachstum der Zweige ein, während am übrigen Umfang des dekapierten Sprosses keine Spuren von Dickenwachstum sichtbar sind. Im Gegensatz zu dem undifferenzierten Holz der Kalluswülste führt dieses unterhalb der Adventivtriebe entstandene Holz normal ausdifferenzierte Elemente. Die Adventivtriebe fördern das nach der Dekapitation unterbrochene Dickenwachstum wenigstens lokal wieder.

Es wäre nun denkbar, daß das starke Dickenwachstum an Tannenstümpfen bedingt ist durch einen vom Kallus ausgehenden Reiz, daß also der Kallus einem Vegetationspunkt ähnlich wirken kann. Tatsächlich gehen ja vielfach Vegetationspunkte aus ihm hervor. Wenn dann in anderen Fällen an Stümpfen oder unterhalb von Querwunden das Dickenwachstum ausbleibt, so wäre zu untersuchen, ob hier kein Kallus zur Ausbildung gekommen ist.

Im übrigen besteht aber kein Zweifel, daß auch ohne Sproßreiz oder Ersatz desselben durch Kallusreiz eine Ausbildung von Leitelementen stattfinden kann. Das zeigt sich z. B. bei der Ausdifferenzierung des Kallusgewebes. Im Mai 1913 stellte ich einige Versuche an, denen die Absicht zugrunde lag, bei der Wundholz- und Kallusbildung das eine Mal den Einfluß eines Sproßreizes möglichst auszuschalten und das andere Mal denselben lokal zu ermöglichen. An Zweigen von Tilia wurden Rindenstreifen durch zwei parallele, ca. 10 cm lange Längsschnitte und einen Querschnitt in der Mitte des Streifens vom Holz abgelöst, so daß sie nur noch oben und unten mit der übrigen Rinde zusammenhingen. Nach der Ablösung wurden sie wieder angelegt.

Beim ersten Versuch wurde ein Wiederverwachsen der Rindenstreifen mit dem Zweig durch eingeschobene Zinnfolie verhindert. Die Wundstellen wurden durch einen Verband aus Guttapercha vor dem Austrocknen geschützt. Im Herbst fanden sich bei der Untersuchung an den Wundflächen am Rindenstreifen wie am entblößten Holzteil kräftige Kallusbildungen. Auf der Innenseite des Rindenstreifens hatte sich aus den Kambiumzellen, die beim Ablösen desselben dort blieben, zunächst eine Schicht Wundholz gebildet, die am unteren Rindenstreifen bedeutend schwächer entwickelt war als am oberen. Am unteren Rindenstreifen nahm sie außerdem von unten nach oben hin allmählich ab. Außerhalb von dieser Wundholzschicht hatte sich eine Kallusschicht gebildet, die vielfach vor den Markstrahlendigungen ganz besonders stark entwickelt war, worauf Frank[1] schon hinweist: »Man sieht oft die von den Markstrahlen ausgehenden Zellen des Kallus reichlich vermehrt, förmliche Büschel von Schläuchen oder Zellreihen darstellen, die sich nach den Seiten hin ausbreiten«.

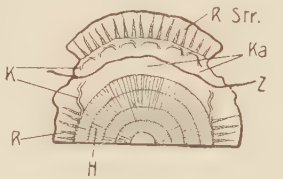


Fig. 26.

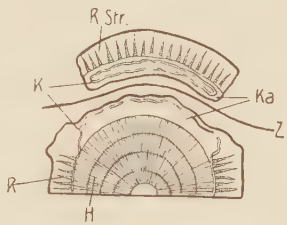


Fig. 27.

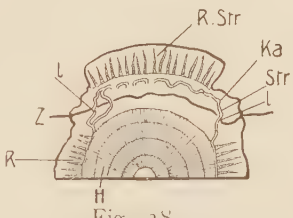


Fig. 28.

Fig. 26, 27 und 28. Tilia amer. Querschnitte durch Zweige (nur die eine Hälfte ist wiedergegeben) mit abgelösten Rindenstreifen = R. Str. H = Holz, K = Kambium, Ka = Kallus, l = Öffnungen in der Zinnfolie = Z, R = Rinde, Str = Verbindungsstränge des Kambiums. Verkl. $^4/_5$.

Durch diese ungleiche Wachstumstätigkeit des Kallus bekam das anfangs parallel dem Rindenstück verlaufende Kambium einen vielseits gebuchteten, welligen Verlauf, der besonders auf dem Querschnitt auffiel (vgl. Fig. 26).

Der Kallus preßt sich an den meisten Stellen gegen die Zinnfolie an. An seiner freien Oberfläche verkorkt er. Es entwickelt sich der Oberfläche parallel eine Kambiumzone (Fig. 27), die

[1]) Frank, A. B., Die Krankheiten der Pflanzen. Breslau. 1880. S. 112.

Holz- und Bastelemente produziert. Dieses neue Kambium setzt sich an das alte an, so daß an dem Rindenstreifen wieder ein geschlossener Kambiumring entsteht. Einen derartigen Regenerationsvorgang hatte wohl schon Trécul[1] vor sich. Doch sprach er sich in seinen Untersuchungen nicht weiter darüber aus, ob er auch an der äußeren Kallusseite eine zweite Kambiumschicht, »cellules mères«, auftreten sah. Erst durch diese äußere Kambiumzone findet die völlige Regeneration eines geschlossenen Holzkörpers statt.

Die Bildung eines Kambiums im Kallus konnte ich überall dort nachweisen, wo der Kallus eine freie Oberfläche darbietet. Das Kambium folgt dabei mehr oder weniger den Windungen der verkorkten Oberfläche. Sind zwei Kalli an der Verwachsung verhindert, so bildet sich an jedem unter der Oberfläche ein Kambium aus, tritt aber Verwachsung ein, so unterbleibt die Kambiumbildung. Ganz das gleiche erfolgt auch im Kallus am bloßgelegten Holzkörper. Diese Beobachtungen stimmen mit den von Vöchting[2] über die Kambiumbildung ausgesprochenen Sätzen überein.

Beim zweiten Versuch ließ ich, wie beistehender Skizze eines Querschnitts zu entnehmen ist, Fig. 28, zwei Spaltausschnitte (l) in der Zinnfolie, durch die hindurch eine Verwachsung der Kalli möglich war. Durch diese Lücken (l) hindurch verband sich nach der Verwachsung der Kalli das Kambium des Zweiges mit dem des abgelösten Rindenstreifens (R. Str.). Diese Kambiumstränge (Str.) hatten Holz- und Siebteil gebildet und zogen sich in wellenförmigen Zügen durch das Kallusgewebe. Durch die Vereinigung war ein geschlossener Verdickungsring gebildet und es erfolgte wieder normales Dickenwachstum. Da jedoch nach oben bzw. nach unten zwischen den beiden Rindenstreifen eine Verwachsung verhindert war, so lagerten sich die Kambiumzellen der Rindenstreifen allmählich in die Richtung jener seitlichen Verbindungsbrücken (l) um, durch die hindurch der Stoffaustausch zwischen den Rindenstreifen und dem Zweig vor sich gehen konnte.

[1]) Trécul, A., Production du bois par l'écorce des arbres dicotylédonés. Ann. sc. nat. Bot. III. Série. Paris. 1853. **19**, 257 ff.

[2]) Vöchting, H., a. a. O. S. 148.

Aus dem ersten Versuch ergibt sich, daß die Ausbildung von Holz- und Bastelementen an abgelösten Rindenstreifen auch ohne Sproßreiz erfolgt. Es entsteht zunächst ein Kallus, in diesem ein Kambium, das nach außen Bast-, nach innen Holzelemente abgibt. Wir haben hier also einen selbständigen Regenerationsvorgang eines vollständigen Holzkörpers an einem Rindenstreifen vor uns. Aus dem zweiten Versuch geht hervor, daß auch durch den lokalen Zusammenhang mit dem Sproß durch die Brückenbildung im Kallus keine merkliche Zunahme der Holzbildung stattfindet.

Ergebnisse: Durch quere Unterbrechung des Kambiums — durch quere, schiefe, schraubige Wunden — werden die Kambiumzellen zu Querteilungen veranlaßt. Die Kambiumteilzellen wachsen aus und folgen dabei dem polaren Richtungsreiz des eigenen Sprosses, so daß eine Umlagerung eintritt. Durch diese nehmen sie eine neue — quere, schiefe, schraubige — Lage ein. Die Ausdifferenzierung der Elemente bleibt hinter der normalen Gewebedifferenzierung zurück. Es findet eine auffallende Zunahme der Markstrahlen und des Parenchyms statt. Zu Anfang der Umlagerung treten quere und schiefe Gefäßstränge auf. An dekapitierten Trieben, Baumstümpfen übt ein ev. entstehender Kallus ebenfalls einen Richtungsreiz auf die Kambiumzellen jedoch nur in geringem Maße aus, so daß es mit der Zeit durch den Verlust eines polaren Richtungsreizes zu vollständigen Verwirrungen (Wirbelbildungen) der richtungslosen Zellen kommt. An offenen Querwunden und dekapitierten Trieben können die Kambiumteilzellen schließlich als Kalluszellen über die Oberfläche hervorwuchern und zeigen dann ein von einem Richtungsreiz unabhängiges, allseits gerichtetes Wachstum.

IV. Zellumlagerungen an umgekehrten Pflanzen.

Besonders zwei Gründe veranlaßten mich zur Anstellung von Versuchen mit umgekehrten Weidenstecklingen. Einmal war es die Beobachtung, daß durch Zellumlagerung nach Dekapitation des Haupttriebs die Gefäßbahnen, die anfangs quer verlaufen, bald wieder in der neuen Polaritätsrichtung der Zellen gleichsinnig mit

der Stoffbewegung ausgebildet werden. Ich fragte mich nun, ob auch bei völliger Umkehrung der Stoffbewegung die Zellen sich in diese neue Richtung umzulagern vermögen. Zum anderen waren mir einige merkwürdige Umlagerungen an Verzweigungsstellen von Sophora aufgefallen (vgl. S. 52), die für die Möglichkeit einer Beeinflussung, vielleicht sogar einer Umkehrung der Polarität durch den Richtungsreiz des Seitentriebs sprachen. Ich stellte zweierlei Versuchsreihen mit Weiden an:

Anfang März 1913 wurden ein- oder zweijährige Triebe der Trauerweide zurecht geschnitten, so daß sie aus oben und unten dekapitierten Hauptsprossen bestanden, denen, etwa senkrecht, kurze Seitentriebe ansaßen. Der Hauptsproß blieb unterhalb des Zweigansatzes nur ganz kurz und wurde hier an seiner Wundfläche mit Baumwachs verklebt; oberhalb dagegen war er 20 cm lang. Nunmehr wurde der Steckling invers gestellt und mit der Spitze in die Erde gepflanzt. Diese Versuchspflanzen, etwa 30 an der Zahl, blieben zunächst im Warmhaus in sehr feuchter Luft und kamen dann Anfang Mai ins Freie, wo sie vor direkten Sonnenstrahlen geschützt wurden. Sehr viele starben trotz aller Vorsichtsmaßregeln ab oder brachten es zu keinem rechten Wachstum. Einige, die sich an ihren apikalen Enden gut gewurzelt hatten, entwickelten sich günstig weiter und entfalteten dauernd neue Blätter an dem kurzen Seitentrieb. Die Seitensprosse richteten sich nur schwach auf, meist blieben sie in wagerechter Stellung. Nur junge Adventivtriebe waren negativ geotropisch aufgerichtet. Im Laufe des Sommers bildeten sich an den Verzweigungsstellen Anschwellungen.

Die zweite Versuchsreihe wurde nicht mit einer Trauerform der Weide, sondern mit Salix viminalis angestellt. Ich wählte unverzweigte vorjährige Sprosse, deren Augen noch nicht ausgetrieben hatten. Der größere apikale Teil des Stecklings von ca. 30 cm Länge wurde in die Erde gepflanzt, der kürzere, basale Teil, an dem meist zwei Augen sichtbar waren, ragte ca. 20 cm über die Erde heraus. Im Lauf des Sommers trieben die meisten dieser umgekehrten Pflanzen aus; ihre Seitensprosse entwickelten sich teilweise sehr kräftig und richteten sich negativ geotropisch auf. Auch an diesen Pflanzen entstanden am Ansatz der Seitensprosse je nach deren Größe schwächere oder

stärker ausgebildete Geschwülste, die sich am Haupttrieb entlang noch weiter erstreckten. Einen Anfang solcher Geschwulstbildung fand ich auch an der Ansatzstelle einiger Wurzeln. Leider war ich genötigt, am Ende des Sommers 1913 beide Versuchsreihen abzubrechen, so daß ich die fernere Entwicklung der Geschwülste, die mitten im Gang war, nicht weiter verfolgen konnte.

Für die ältere Literatur über die mannigfachen Umkehrversuche verweise ich auf Vöchtings »Organbildung im Pflanzenreich«. In neuerer Zeit wurden Umkehrversuche mit Weiden von Vöchting, Strasburger, Berthold ausgeführt. Meine Untersuchungen, ausgehend von Beobachtungen über Zellumlagerungen an Verzweigungsstellen, knüpfen hauptsächlich an die Mitteilungen Strasburgers[1] an über den anatomischen Anschluß der Elemente an Verzweigungsstellen in umgekehrt wachsenden Weidenstecklingen. Ich werde mich bei den folgenden Mitteilungen über die Zellumlagerung in den umgekehrten Pflanzen auf diese zuletzt genannten anatomischen Veränderungen an den Verzweigungsstellen beschränken; was die noch viel weitergehenden Umlagerungen in den Geschwülsten betrifft, die von größter Bedeutung für das polare Wachstum der Pflanzen sind, so möchte ich auf neueste Arbeiten Vöchtings[2] verweisen, von denen ich nach Beendigung meiner Versuche und Untersuchungen briefliche Mitteilung erhielt.

Zur Schilderung der anatomischen Verhältnisse wähle ich zunächst eine kleine Geschwulst, wie sie sich an einem umgekehrten Steckling von Salix babylon. an der Verzweigungsstelle gebildet hat. Auf tangentialen Längsschnitten konnte ich dort die Kambiumzellen vielfach quer geteilt finden als Folge der Dekapitation und des Reizes vom Seitensproß her. Die ersten Anfänge einer Umlagerung gehen ganz entsprechend denen an dekapitierten Verzweigungsstellen von Tilia vor sich. Bei dem Auswachsen der Kambiumteilzellen suchen die Zellen in der Regel sich streng polar an die Elemente des Seitentriebs anzuschließen. Auf der Figur 29 ist die Richtung der umgelagerten Elemente durch Pfeile angegeben. In einigen Fällen traten aber Stö-

[1]) Strasburger, Leitungsbahnen. S. 941 ff.

[2]) Vöchting, H., vgl. Schlußbemerkung. Bot. Zeitg. 1906.

rungen im Faserverlauf ein. Ich beobachtete Anfänge von Knäuelbildungen um Markstrahlzellen herum. Dabei hatten sich einzelne Zellen mit ihren Wurzelpolen anstatt mit den Sproßpolen dem Seitentrieb zugewandt. Die weitere Untersuchung zeigte aber, daß damit keine dauernde Veränderung der Polarität gegeben ist, daß solche Zellen vielmehr im Lauf der Weiterentwicklung in ihren Tochterzellen sich polar in die Richtung des Seitentriebs einstellen.

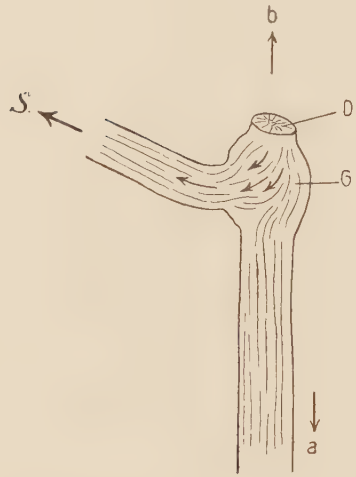


Fig. 29. Salix babyl. Verzweigungsstück eines umgekehrt wachsenden Stecklings. a = Richtung des apikalen, b = des basalen Endes des Haupttriebs, D = Dekapitationsstelle des Haupttriebs, G = Geschwulst am Zweigansatz, die Elemente der Geschwulst zum Teil schon in der Richtung des Seitentriebs = S umgelagert. Der Faserverlauf im Holz (in tangentialer Ansicht) nach Ablösung der Rinde angedeutet. Verkl. $^4/_5$.

Auf tangentialen Schnitten an derselben Stelle, die durch das neugebildete Holz der Geschwulst geführt wurden, untersuchte ich den Anschluß der Gefäße des Haupttriebs an den Seitentrieb. Dadurch, daß ich in diese Holzpartien vor der Herstellung der Schnitte von den Seiten her schwarze Tusche eindringen ließ, war es mir möglich, auf den Tangentialschnitten nachher den Gefäßverlauf auf weiter Strecke mit Sicherheit zu verfolgen. Denn es war die schwarze Tusche natürlich nur in die kommunizierenden Gefäße eingedrungen, deren Lumen dadurch schwarz gefärbt war, während die umliegenden Zellen mit Rutheniumrot und Gentianaviolett blaue bzw. rote Farben angenommen hatten.

Einen solchen Tangentialschnitt gibt die Abbildung 30 wieder. Von links oben, das ist vom basalen Ende des Haupttriebs her, ziehen sich in gestrecktem Verlauf Gefäße herunter, die dann plötzlich nach rechts in der Richtung zum Seitentrieb abbiegen und mehr oder weniger gewundenen Verlauf in querer Richtung durch die kurzzelligen Elemente annehmen. Von

Fig. 30. Salix babyl. Tangentialschnitt durch das Holz einer Geschwulst am Zweigansatz eines verkehrt wachsenden Stecklings. a = Richtung des apikalen, b = des basalen Endes des Haupttriebs, G = Gefäße, Hp = Holzparenchym, K = kreisförmige Gefäßbahn, M Markstrahlen, S = Richtung des Seitentriebs. Vergr. etwa 60mal.

links unten, das ist vom apikalen, in der Erde wurzelnden Sproßende des Haupttriebs her, steigen in gewundenen Zügen zwei Gefäßstränge auf. Der eine (in der Fig. der obere) vereinigt sich mit den von oben (vom basalen Ende) herkommenden Gefäßen und wendet sich quer durch die kurzen Zellen dem Seitentrieb zu. In seinem Verlauf lassen sich benachbarte Zellen beobachten, die sich seiner Richtung angeschlossen haben und mit ihren Wurzelpolen dem Seitentrieb zustreben. An der rechten Bildseite sehen wir den Gefäßstrang wieder plötzlich nach abwärts abbiegen, um dann dem Seitentrieb sich zuzuwenden. Das zweite dieser vom apikalen Ende her aufsteigenden Gefäße hat einen wurmförmigen, gekrümmten Verlauf. Es schlängelt sich auch wieder quer zu der ursprünglichen Polaritätsrichtung durch die Zellen hindurch, weicht dabei einzelnen Markstrahlgruppen aus und wendet sich schließlich wie die anderen Gefäße dem Seitentrieb zu. Zwischen solchen Gefäßen beobachtete ich öfters auch kreisförmige Gefäßbildungen, wie sie auf der Abbildung (bei K) ebenfalls zu sehen sind. Die Markstrahlen sind in dem kurzzelligen abnormen Holz der Geschwulst vielfach in kürzeren, aber erbreiterten Reihen angeordnet.

Auf dem Querschnitt betrachtet war die Anordnung der Gefäße in dem Holzzuwachs der Geschwulst an der Verzweigungsstelle eine völlig geänderte. Sind im normalen Holz die Gefäße meist einzeln, regelmäßig zerstreut, so liegen sie im Zuwachs der Geschwulst meist zu mehreren beieinander; oft sind sie in Reihen und zwar tangential nebeneinander in der Richtung des Seitentriebs angeordnet und sind dann seitlich miteinander verschmolzen. Diesen Bildern entsprechen die auf den Tangentialschnitten (vgl. Fig. 31), auf denen eine treppenförmige Lagerung der Gefäße zu erkennen war. Dabei kommunizieren die Gefäße seitlich miteinander. An mazeriertem Material ließ sich beobachten, daß sehr viele dieser Gefäßglieder auf ihren Längswänden perforiert sind.

Auf Radialschnitten konnte ich außerdem feststellen, daß auch in radialer Richtung eine treppenförmige Gefäßverschmelzung eingetreten ist, entsprechend der sehr raschen radialen Zunahme der Geschwulst.

Mit fortschreitender Umlagerung der Zellen an der Verzweigungsstelle in die Richtung des Seitentriebs nehmen die Gefäße einen immer mehr gestreckten Verlauf an. Diese Vorgänge ließen sich an den weit besser entwickelten Ge-

Fig. 31. Salix babyl. Tangentialschnitt durch das Holz einer Geschwulst am Zweigansatz eines umgekehrt wachsenden Stecklings. a = Richtung des apikalen, b = des basalen Endes des Haupttriebs, G = Gefäße, Hf = Holzfasern, Hp = Holzparenchym, M = Markstrahl, S = Richtung des Seitentriebs. Vergr. 90mal.

schwülsten der Stecklinge von Salix viminalis verfolgen. Eine kleinere Anschwellung an einer Verzweigungsstelle ist auf Fig. 32 wiedergegeben. Es zweigt an dieser Stelle ein 70 cm langer neugebildeter Seitentrieb (S) ab, der sich negativ geotropisch aufgerichtet hatte. Um sich die anatomischen Verhältnisse

besser vorstellen zu können, erinnere man sich daran, daß im Haupttrieb, der verkehrt mit seinem apikalen Ende im Boden wurzelt, die Stoffbewegung zunächst völlig entgegengesetzt zur Polaritätsrichtung vor sich geht, während im negativ geotropisch aufgerichteten Seitentrieb die Leitung der Nährstoffe und des Wassers in der normalen Richtung gleichsinnig mit der Polarität erfolgen kann. An der Verzweigungsstelle herrscht demnach ein ausgesprochener Richtungsgegensatz der Elemente. Diesen Gegensatz können die Pflanzen in der Geschwulst wenigstens

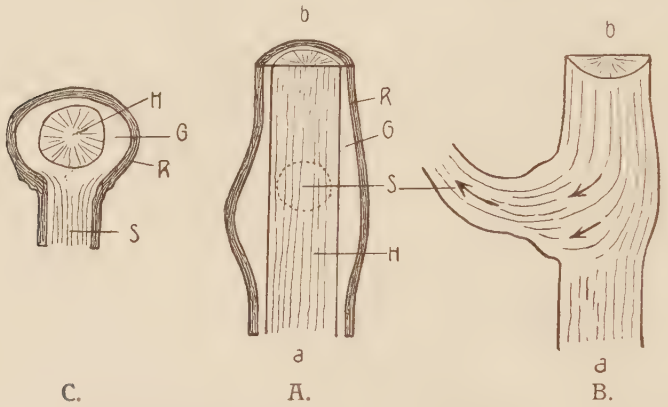


Fig. 32. Salix viminalis. Geschwulst am Zweigansatz eines umgekehrt wachsenden Stecklings. A: im Längsschnitt, B: Faserverlauf im Holz der Geschwulst nach Ablösung der Rinde, C: im Querschnitt. a = Richtung des apikalen, b = des basalen Endes des Stecklings. G = Holz der Geschwulst, H = normales Holz vor der Umkehrung gebildet, R = Rinde, S = Seitentrieb des Stecklings. Verkl. $^1/_5$.

durch eine teilweise Umlagerung ihrer Elemente wieder aufheben und so einen normalen Anschluß stellenweise wieder herstellen.

Der Faserverlauf der Elemente und Gefäßstränge ist auf der Figur 32 B angegeben. Beim Vergleich mit einer normalen Verzweigungsstelle an aufrechten Pflanzen fällt an den umgekehrten Planzen auf, daß sich der anatomische Anschluß der neugebildeten Elemente eingreifend geändert hat. Stehen normaler Weise alle Elemente des Astes scheitelwärts nur in seitlicher Berührung mit denjenigen der Tragachse und

gehen sie nur grundwärts in diese über, so verändert sich dieses Verhalten mit fortschreitender Umlagerung der Elemente an der Verzweigungsstelle. Durch die Tätigkeit des Kambiums gelingt es der umgekehrten Pflanze, eine rasche Zunahme der Elemente durch die Geschwulstbildung an dem Haupttrieb sowohl scheitelwärts als auch grundwärts und zu beiden Seiten rechts und links des abzweigenden Triebes herbeizuführen, die sich in die Richtung des Seitentriebs umlagern. Damit ist die Möglichkeit geschaffen, daß ausreichende Verbindungen von Leitelementen vom Seitentrieb zum umgekehrten Haupttrieb reichen, in denen die Stoffbewegung normal, d. h. der Polaritätsachse der Elemente parallel erfolgen kann.

In den unter der Verzweigungsstelle dem apikalen Ende zu liegenden Teilen der Geschwulst ist ebenfalls eine auffallende Lageveränderung der Elemente erfolgt, auf die näher einzugehen nicht in der Absicht meiner Untersuchung liegt. Es werden darüber die demnächst erscheinenden ausgedehnten Untersuchungen Vöchtings wohl genauen Aufschluß geben.

Ergebnisse: Aus den anatomischen Veränderungen in der Geschwulst an der Verzweigungsstelle ist zu ersehen, daß auch die umgekehrt wachsende Pflanze das Bestreben hat, die Polaritätsachse ihrer Elemente möglichst gleichsinnig mit der Stoffbewegung zu regulieren. Erfolgt diese Stoffbewegung in den umgekehrten Pflanzen zunächst umgekehrt zur Polaritätsrichtung der Zellen, so erfährt dieser Vorgang eine Änderung:

1. Dadurch, daß sowohl in tangentialer als auch radialer Richtung ein querer oder treppenförmiger Aufstieg der Gefäßbahnen stattfindet.

2. Durch die Umlagerung der Kambiumzellen, die, von der Verzweigungsstelle ausgehend, auf weitere Partien übergreift, so daß die Derivate der Kambiumzellen schon von vornherein in normaler Richtung sich zu Gefäßbahnen ausbilden können.

Eine wirkliche Beeinflussung der Polarität der kurzen Kambiumteilzellen im Sinn einer Umkehrung ihrer Polarität durch die inverse Lage konnte nicht festgestellt werden. Die Polarität der einzelnen Zellen bleibt auch in den umgekehrten

Pflanzen erhalten, aber Störungen im Gesamtverlauf der Zellen konnte ich häufig feststellen, und es ist zu erwarten, daß sie sich mit der Zeit in der Geschwulst immer weiter ausbreiten. Denn der ursprüngliche polare Richtungsreiz ist nicht mehr wirksam: An der früheren Basis üben keine Wurzel-, an der Spitze keine Sproßvegetationspunkte mehr einen Reiz auf die Zellen aus. Ein neuer polarer Richtungsreiz ist an die Stelle des alten getreten: am früheren apikalen Ende hat sich der Steckling bewurzelt, am basalen einen Seitentrieb gebildet. Es sind damit zwei neue polare Anziehungszentren für die Zellen geschaffen. Dieser Umkehrung des Reizes entsprechend, der von den neuen Vegetationspunkten ausgeht, lagern sich die Elemente an der Verzweigungsstelle um. Für das Zustandekommen der Umlagerung und die Wiederherstellung normaler Verhältnisse im Gesamtverlauf der Elemente erweist sich also auch an den umgekehrten Pflanzen neben den polaren Eigenschaften der Einzelelemente der Einfluß des polaren Richtungsreizes der Spitzenvegetationspunkte auf die Gesamtheit der Zellen als ein wichtiger Faktor.

Zusammenfassung der Ergebnisse und Schluß.

Unter Hinweis auf die Zusammenfassungen am Schluß eines jeden Abschnittes (vgl. S. 29, 39 und 50, S. 54, 65 und 73) soll hier nur ganz kurz das Gesamtresultat angegeben werden, an das sich einige Betrachtungen allgemeiner Art anschließen.

Die vorliegenden Untersuchungen haben ergeben, daß ein Seitenzweig nach Dekapitation des Hauptsprosses eine Reihe von Veränderungen in dem Kambium dieses seines Tragsprosses in der Nähe seiner Ansatzstelle herbeiführt. Sie bestehen hauptsächlich in folgendem:

1. Die Kambiumzellen zerfallen durch Querwände in kurze Elemente, die vorzüglich Holz- und Bastparenchym erzeugen. Die Kambiumteilzellen wachsen in der Richtung des Seitenzweigs aus und können sich dabei bis zu völliger Umkehrung umlagern.

2. Es entstehen aus den kurzgliedrigen Kambiumteilzellen große Gefäße, die mehr oder weniger quer verlaufen; es sind Fusionen, die nicht wie gewöhnlich durch Resorption der Querwände, sondern der Längswände entstehen. Sie gestatten eine Ausnützung des Holzkörpers im Hauptstamm für die Zwecke der Wasserversorgung des Seitentriebs. Da eine quere Wasserbewegung durch den typisch gebauten Holzkörper schwierig ist, so würde ohne solche neue Bahnen das direkt unter der Dekapitationsstelle gelegene Kambium nutzlos sein und am besten seine Tätigkeit ganz einstellen. Diesen Gefäßbahnen, die provisorisch den Anschluß für die Wasserversorgung besorgen, entsprechen ganz analog gebaute Siebröhren.

3. Die Pflanze begnügt sich aber nicht mit diesem Provisorium, sondern sie schafft durch Auswachsen der Kambiumteilzellen in der Richtung der neuen Stoffleitung bald Elemente, die schon bei ihrer Entstehung in dieser neuen Richtung liegen, die also, wenn sie zu Gefäßen oder Siebröhren werden, wieder eine Querwandresorption aufweisen können.

Es ist besonders zu betonen, daß alle diese Vorgänge, nur nicht in so extremer Weise, auch dann eintreten, wenn ihr Schauplatz so weit von der Dekapitationsstelle des Haupttriebs entfernt liegt, daß die durch die Verwundung bedingten Änderungen völlig getrennt von den durch den Seitenzweig veranlaßten auftreten. Tatsächlich sind aber die an Querwunden auftretenden Vorgänge ganz die gleichen, wie die am Zweigansatz beobachteten. Wenn die Dekapitationsstelle nahe am letzteren liegt, so geht durch vereinigte Wirkung des Zweiges und der Querwunde alles rascher vor sich. Auch nach Querwunden also verkürzen sich durch mehrfache Teilung die Kambiumzellen. Es treten quere Gefäßstränge auf, die einen Anschluß an die zu beiden Seiten der Wunde verlaufenden normalen längsgestreckten Gefäßbahnen herstellen. Es findet endlich ein Auswachsen der Kambiumzellen statt; die Kambiumzellen vollziehen Richtungsänderungen, die dahin fuhren, daß die direkt unter bzw. über der Wunde gelegenen Elemente einen Anschluß zu dem direkt oberhalb bzw. unterhalb gelegenen erhalten, indem eine bogenförmige Umkreisung des Wundrandes erfolgt.

Kann man im ersten Falle sagen, die Elemente stellen sich in die Polaritätsrichtung des Seitenzweigs ein, so muß man bei Wunden sagen, sie suchen polaren Anschluß an die Elemente des eigenen Zweigs. Und man kann nicht daran zweifeln, daß von den normal funktionierenden Elementen des Seitenzweigs bzw. des eigenen Zweigs aus auf die durch Dekapitation oder Querwunden in anormale Lage gekommenen Elemente ein Richtungsreiz ausgeübt wird.

Fehlt aber der zwischen entgegengesetzten Vegetationspunkten (Wurzel- und Sproßspitzen) wirksame polare Richtungsreiz, wie es an überwallten Baumstümpfen der Fall ist, so kommt es zu regellosem Verlauf und Wirbelbildungen der richtungslosen Zellen. Findet hingegen eine völlige Umkehrung des polaren Richtungsreizes in umgekehrt wachsenden Pflanzen dadurch statt, daß sie sich am früheren apikalen Ende bewurzeln und am basalen Ende Seitentriebe ausbilden, so entstehen am Ast- und Wurzelansatz höchst eigentümliche Geschwülste. In den Geschwülsten am Astansatz lagern sich die Zellen im Sinn des neuen polaren Richtungsreizes um.

Bei diesen mannigfachen Umlagerungen, die sich im Kambium und in seinen Derivaten vollziehen, treten uns zwei Fragen von allgemeinerem Interesse entgegen, die Frage nach dem gleitenden Wachstum und die nach der Polarität der Zellen.

Gleitendes Wachstum. Seit Krabbe auf die allgemeine Verbreitung von Verschiebungsprozessen der Zellen aufmerksam gemacht hat, ist die Frage nach dem gleitenden Wachstum immer wieder teils verneinend, wie von Kienitz Gerloff, teils bejahend, so in letzter Zeit besonders von Nathanson[1], Jost beantwortet worden. Jost[2] zeigte, daß zur Erklärung gewisser Vorgänge im Kambium des Astansatzes und bei der Zerteilung der Markstrahlen die Annahme des gleitenden Wachstums eine unabweisbare Forderung sei, und er äußert sich weiter dahin: »Eine direkte Beobachtung des gleitenden Wachstums ist hier so wenig möglich als an anderen Orten, wo seine Existenz ebenfalls nur aus logischen Gründen erschlossen werden kann.« Um also dem Problem näher zu kommen, gibt es, solange keine

[1]) Nathanson. Jahrb. f. wiss. Bot. (Pringsh.). 1898. **32.**

[2]) Jost. Bot. Zeitg. 1901.

direkte Beobachtung der Wachstumsbewegung möglich ist, nur die Methode indirekter Beobachtung; d. h. aus möglichst vielen genau festgestellten Wachstumszuständen müssen wir die Wachstumsbewegung so zu rekonstruieren suchen, wie und auf welchem Weg sie sich vollzogen haben muß.

Durch vergleichende Beobachtung vieler Wachstumsstadien, die bestimmte Kambiumzellen und deren Tochterzellen beim Dickenwachstum während der Umlagerung durchlaufen haben, konnten wir an Hand von Serienschnitten die Gleitbewegungen bestimmter Zellen aus der ursprünglichen in ihre neue Lage Schritt für Schritt verfolgen[1].

Mit dem im Holz- und Bastteil geführten Nachweis von Tüpfelspaltungen und damit der Aufhebung von vermutlich bestehenden Plasmaverbindungen muß ein Haupteinwand, der immer wieder gegen das Bestehen des gleitenden Wachstums erhoben wird, fallen. Haberlandt[2] äußert sich über diese Frage dahin: »Der einzig triftige Grund, der gegen das gleitende Wachstum vorgebracht werden konnte, war der Hinweis auf die allgemeine Verbreitung der Plasmaverbindungen. Nun steht aber gegenwärtig nichts im Wege, anzunehmen, daß Plasmaverbindungen auch nachträglich, d. h. nach Beendigung des gleitenden Wachstums entstehen können.«

Wie gezeigt wurde, werden manche Zellen bei diesen Umwälzungen ganz aus dem Kambium entfernt. Die Zellen aber, die während der Umlagerung im Kambium erhalten bleiben, schließen sich nach der Umlagerung wieder zu einem einheitlichen Gewebe zusammen, in dem die Individualität der Einzelzelle, wie sie in ihren Bewegungen zum Ausdruck gekommen war, wieder verschwunden ist.

Die Zellen zeigen also durch ihre Wachstumsbewegungen eine relative Selbständigkeit innerhalb des Gewebeverbandes. Indem die einzelnen Zellen aus dem festen Verband der Nachbarzellen sich loszulösen und auf der Nachbar-

[1]) Es sei hier auf eine Arbeit von J. Klinken hingewiesen »Über das gleitende Wachstum der Initialen im Kambium der Koniferen und den Markstrahlverlauf in ihrer sekundären Rinde«, die nach Abschluß unserer Untersuchungen erschienen ist. Bibl. botan. 1914. Heft 84.

[2]) Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie. 4. Aufl. 1909. S. 90.

zellwand in ziemlich großer Ausdehnung zu gleiten vermögen, wie es hauptsächlich bei den Kambiumzellen der Fall ist, offenbaren sie eine gewisse Unabhängigkeit von den Nachbarzellen. Dieser selbständigen Funktion der Zelle, als Elementarorgan betrachtet, tritt aber, wie wir sahen, sofort ihre Abhängigkeitsbeziehung zum Organismus gegenüber, die sie als Teil eines Ganzen beherrscht: Das polare Wachstum. Die Zelle als Glied des Organismus führt ihre Bewegungen nicht willkürlich, sondern nach gesetzmäßigen Wechselbeziehungen im Organismus in bestimmter Richtung aus.

Polarität: Wenn wir uns zum Schluß unserer Untersuchungen nunmehr der Frage zuwenden, die uns bei den verschiedenen Erscheinungen der Zellumlagerung am Astansatz, an Wunden, an überwallten Baumstümpfen, an umgekehrten Pflanzen immer wieder entgegen getreten ist, die Frage nach dem polaren Wachstum der Zellen, so sei eine Ausführung Vöchtings[1] hier vorangestellt, in der er sich über die Polarität der Zellen dahin ausspricht: »Wie früher angeführt wurde, ist schwerlich daran zu zweifeln, daß in gewöhnlichen Organen alle parallel zu ihrer Längsachse gestreckten Elemente so gebaut sind, daß ihre Polarität und ihre Längsachse dieselbe Richtung haben, so zwar, daß im allgemeinen der Sproßpol nach oben, der Wurzelpol nach unten gerichtet ist. Die Parenchymzellen stellte ich mir in demselben Sinne, jedoch minder streng, polarisiert vor, derart, daß die Achse der Polarität mehr oder weniger weit von der Längenachse des Organs abweichen könne. Diese Annahme habe ich inzwischen aufgegeben und bin zu der Vorstellung gelangt, daß auch alle Parenchymzellen gleichsinnig parallel der organischen Längenachse polarisiert sind, daß aber ihre Polarität leichter beeinflußt werden kann, als die der langen Elemente des Bündels.«

Mit diesen Anschauungen Vöchtings stimmen meine Beobachtungen vollkommen überein, aus denen hervorgeht, daß die langgestreckten normalen Kambiumzellen durch die Dekapitation des Haupttriebs und durch den Reiz des Seitenzweiges zunächst einmal in kurze Elemente, die Kambiumteilzellen

[1]) Vöchting, H., Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers. Tübingen. 1908. S. 136.

zerfallen. Damit sind Zellen entstanden, die leichter eine Ortsänderung erfahren und leichter polar beeinflußt werden können. Es liegt nahe, anzunehmen, daß dieser Zerfall nicht nur den »Zweck« hat, die Umpolarisierung zu erleichtern, sondern, daß er auch kausal mit der Polarität der Pflanze zusammenhängt. Man kann sich vorstellen, daß der Zerfall eintritt, wenn die bisherigen polaren Beziehungen im Kambium 1. durch quere Unterbrechungen (z. B. Querwunden) oder 2. durch die Einwirkung eines neuen Polaritätsreizes vom Seitensproß aus aufgehoben werden.

Man kann das typische Kambium als einen interkalaren Vegetationspunkt bezeichnen; somit steht es dann in einem Gegensatz zu den Spitzenvegetationspunkten des Sprosses und der Wurzel. Wird nun aber ein Sproß quer durchschnitten oder auch nur mit einem Querschnitt versehen, der bis ins Kambium reicht, so entstehen an diesen Stellen freie Polenden und das Kambium kann unter geeigneten Umständen sich in einen Spitzenvegetationspunkt umbilden. Mit dieser Änderung seiner Funktion erfolgt auch eine Änderung seines Baues. Die Kambiumzellen teilen sich quer. Diese Teilzellen und vollends die aus ihnen hervorgehenden Kalluszellen zeigen selbständiges, vielseits gerichtetes Wachstum. Frei von dem bisherigen Richtungsreiz können sie sich mehr oder weniger richtungslos über die Wundfläche ausbreiten. Nach dem Zerfall der Kambiumzellen arbeiten diese Einzelzellen an den freien Polenden vollkommen für sich.

Anders gestaltet sich das Wachstum, wenn nach dem Aufhören des ursprünglichen ein neuer polarer Richtungsreiz sich äußert. Dadurch, daß die Kambiumzellen durch quere Teilungen in Teilzellen zerfallen, erhalten sie neue Pole. Mit diesen orientieren sich die auswachsenden Kambiumteilzellen, wenn sie nunmehr einem neuen Richtungsreiz bei ihrer Umlagerung folgen. Ihr Wachstum wird dadurch im Gegensatz zu dem selbständigen der Zellen an freien Polenden wieder ein regulatorisch gelenktes Wachstum.

Es sei hier auf einen Punkt noch einmal besonders hingewiesen. Wir stellen der Polarität der Einzelzelle den polaren Richtungsreiz gegenüber, der von den Vegetationspunkten als

polaren Anziehungszentren ausgeht und auf eine Gesamtheit von Zellen wirkt. Dabei stehen wir auf dem Standpunkt, wie ihn Vöchting vertritt, daß die Polarität eine Struktureigentümlichkeit der Zelle ist. Wir fügen aber auf Grund unserer Versuche und Beobachtungen hinzu, daß die Einzelzelle infolge ihrer polaren Struktur sich dem polaren Richtungsreiz gegenüber zu orientieren vermag. Dadurch ist es möglich, daß eine Gesamtheit von Zellen einer gemeinsamen polaren Richtung folgt.

Wenn ich jetzt dazu übergehe, den polaren Richtungsreiz etwas näher zu analysieren, so muß ich vorausschicken, daß eine experimentelle Untersuchung hier allein weiter führen kann und eine solche lag vorerst nicht im Plan meiner Arbeit. Vielmehr lag es mir daran, zunächst einmal ein exaktes Beobachtungsmaterial über die Vorgänge der Umlagerung zu gewinnen. Trotzdem glaube ich schon jetzt einiges dazu bemerken zu können. Nehmen wir vom heuristischen Standpunkt aus an, daß bei einem solchen Richtungsreiz stoffliche Einflüsse sich äußern, so gewinnen wir die Möglichkeit weiterer Fragestellungen. Die erste Frage ist die, an welcher Stelle diese Stoffe wirken; denn wenn sich das beantworten läßt, so sind damit auch schon gewisse Vermutungen über die Natur des Stoffs gegeben. Da aber bieten sich drei Möglichkeiten: Die Stoffe können im Holz oder im Bast oder endlich im Kambium selbst wirksam sein. Im ersten und zweiten Falle wäre also wohl an die Ströme von Wasser bzw. Nährstoffen zu denken, die sich im Gefäß- oder Siebteil bewegen und die mehrfach in neuerer Zeit zur Erklärung entwicklungsphysiologischer Fragen herbeigezogen worden sind. So hat Winkler[1] das Dickenwachstum auf den Transpirationsstrom zurückgeführt, Simon[2] hat für die Lenkung und Ausdifferenzierung von Gefäßbahnen das Wassergefälle als Ursache genannt, wobei allerdings eine Mitwirkung lebender Zellen möglich sein soll, und Göbel[3] macht ziemlich generell den Strom plastischer Stoffe für den Ort der Organbildung und

[1]) Winkler, H. Jahrb. f. wiss. Bot. (Pringsh.). 1908. **45.**

[2]) Simon. Ber. d. d. bot. Ges. 1908.

[3]) Göbel, K., Experimentelle Morphologie 1908 und Flora, Ergänzungsband 1905. Allgemeine Regenerationsprobleme.

die mit ihm zusammenhängenden Polaritätserscheinungen verantwortlich.

Besonders der Umstand, daß schon vor der Umlagerung das Kambium neue Gefäß- und Siebröhrenverbindungen in der Richtung der neuen Polaritätsachse ausbildet, könnte die Vermutung bestärken, daß solche Wasser- und Nährstoffströme, die durch die geänderten Verhältnisse nicht mehr in der Längsrichtung der vorherigen Leitungsbahnen, sondern quer oder schief zu ihr stattfinden müssen, auch auf das benachbarte Kambium den Reiz zur Umlagerung ausüben. Entscheidende Angaben gegen diese Auffassung kann ich nicht anführen. Doch ist immerhin wohl zu beachten, daß einerseits durch quere Unterbrechungen der Rinde oder des Holzkörpers allein, die das Kambium nicht treffen, im letzteren keine Richtungsänderung stattfindet, daß aber andererseits durch quere Unterbrechung des Kambiums allein an abgelösten aber nicht quer durchschnittenen Rindenstreifen eine Richtungsänderung im Kambium erfolgt.

Wenn es aber die Nährstoffströme nicht sind, die zur Umlagerung der Zellen führen, dann müssen den Sproß- und Wurzelpolen der einzelnen Kambiumzellen Stoffe, die im Kambium selbst in besonderer Weise wirksam sind, die Richtung von Basis und Spitze der Pflanze zur Kenntnis bringen.

Zu der vorliegenden Arbeit wurde ich von Herrn Prof. Dr. Jost aufgefordert. Ihm danke ich auch an dieser Stelle aufs herzlichste für alle seine Güte während meiner Straßburger Studienzeit und insbesondere für seinen jeder Zeit bereiten Rat bei Ausführung dieser Arbeit. Ebenso danke ich Herrn Prof. Dr. Kniep für sein dauerndes Interesse an meinen Untersuchungen.

Straßburg i. Els., Botanisches Institut der Universität, Dezember 1913.

Literatur.

Berthold, G., Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation. I. Teil. Leipzig. 1898.

Frank, A. B., Die Krankheiten der Pflanze. Breslau. 1880.

Goebel, K., Allgemeine Regenerationsprobleme. Flora. Ergänzungsband. 1905.

—, Einleitung in die experimentelle Morphologie. Leipzig. 1908.

Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie. 4. Aufl. Leipzig. 1909.

Jost, L., Über einige Eigentümlichkeiten des Kambiums der Bäume. Bot. Zeitg. 1901.

—, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 3. Aufl. Jena. 1913.

Krabbe, G., Das gleitende Wachstum. Berlin. 1886.

Krüger, Fr., Über die Wandverdickungen der Kambiumzellen. Bot. Zeitg. 1892.

Küster, E., Pathologische Pflanzenanatomie. Jena. 1903.

Kuhla, Fr., Die Plasmaverbindungen bei Viscum album. Bot. Zeitg. 1900.

Mäule, C., Der Faserverlauf im Wundholz. Biblioth. bot. Heft 33. Stuttgart. 1895.

Miehe, H., Wachstum, Regeneration und Polarität isolierter Zellen. Ber. d. d. bot. Ges. 1905.

Nathanson, A., Beiträge zur Kenntnis des Wachstums der trachealen Elemente. Jahrb. f. wiss. Bot. (Pringsh.). 1898. **32.**

Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie. Leipzig. 1904. **2.**

Rywosch, S., Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Seitenwurzeln der Monokotylen. Zeitschr. f. Bot. 1909. **1.**

Sachs, J., Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. 1874.

Sanio, K., Über die Größe der Holzzellen bei der gemeinen Kiefer. Jahrb. f. wiss. Bot. (Pringsh.). 1872. **8.**

—, Anatomie der gemeinen Kiefer. Ebenda. 1873. **9.**

Simon, S., Experimentelle Untersuchungen über die Entstehung von Gefäßverbindungen. Ber. d. d. bot. Ges. 1908.

Strasburger, Ed., Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Jena. 1891.

Trécul, A., Production du bois par l'écorce des arbres dicotyl. Ann. sc. nat. Bot. III. Série. Paris. 1853. **19,** 7.

Vöchting, H., Über Organbildung im Pflanzenreich. I. u. II. Bd. Bonn. 1878—1884.

—, Über Transplantation am Pflanzenkörper. Tübingen. 1892.

—, Über Regeneration und Polarität bei höheren Pflanzen. Bot. Zeitg. 1906.

—, Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers. Tübingen. 1908.

Vries, H. de, Über Wundholz. Flora. Jahrg. 59. 1876.

Winkler, H., Über die Umwandlung des Blattstiels zum Stengel. Jahrb. f. wiss. Bot. (Pringsh.). 1908. **45.**

Erklärung der Tafel-Figuren.

Fig. 1. Holzfaser a wächst zwischen die Nachbarzellen b und c vor, die nach Auflösung der Mittellamelle auseinander weichen. Vergr. 500 mal. (S. 38.)

Fig. 2. Holzparenchymzelle a zwängt die Nachbarzellen b und c auseinander. l = Reste der sich lösenden Pektinmittellamelle. Vergr. 500 mal. (S. 38.)

Fig. 3. Bastparenchymzellen lösen sich voneinander; bei a Zellbrücken schon unterbrochen, bei b die Zellen noch durch eine Brücke verbunden, bei c trennen sich die Zellen eben. Vergr. 500 mal. (S. 49.)

Fig. 4. Teil einer Bastparenchymzelle mit Wandfaltungen. t = Tüpfel, W = Wandeinbuchtungen. Vergr. 500 mal. (S. 49.)

Fig. 5. Bastfaser (B) spaltet durch Spitzenwachstum mit ihrer Spitze (s) den Tüpfel der Nachbarfasern auseinander. Vergr. 500 mal. (S. 46.)

Fig. 6. Holzfaser (f) spaltet durch Spitzenwachstum den Tüpfel der Nachbarzellen auseinander; s = die eine Hälfte der Schließhaut des gespaltenen Tüpfels. Vergr. 500 mal. (S. 39.)

Fig. 7. Bastparenchymzellen a und b lösen sich voneinander; f = Bastfaser, i = Interzellularraum. Vergr. 180 mal. (S. 49.)

Fig. 8. Teilfigur von Fig. 7 vergrößert. i = Interzellularraum, bei z noch bestehender Zusammenhang der sich trennenden Zellen. (S. 49.)

Fig. 9. Holzparenchymzelle C sucht sich zu erbreitern und drängt die Nachbarzellen A und B auseinander, die bei e gerade noch zusammenhängen; bei s löst sich die Pektinmittellamelle auf. Vergr. 250 mal. (S. 38.)

Fig. 10. Bastparenchymzellen mit Wandfaltungen; bei q Pektinlamelle aufgequollen, so daß die Zellwände lokal voneinander getrennt sind; i = Interzellularraum, v = Verschmelzung von Interzellularen. Vergr. 500 mal. (S. 49.)

Fig. 11. Bastparenchymzelle, wie Fig. 10. Lokale Einbuchtung der Wand bei a, bei b Zusammenhang der Wände. Die Zellspitze s ist im Begriff sich an b vorbeizuschieben, so daß die Einbuchtung bei a durch Streckung der Zelle wieder verschwinden würde; q = Pektinlamelle aufgequollen. Vergr. 500 mal. (S. 49.)

Fig. 12. Holzfaser a zwängt sich zwischen die Nachbarzellen b und c; dabei krümmt sich die Zellspitze, so daß die Zellwand in Falten gelegt ist. Vergr. 250 mal. (S. 38.)

Lebenslauf.

Am 16. Oktober 1887 wurde ich, Fritz Neeff, in Stuttgart geboren. Mein Vater ist Carl Neeff, Prof. a. D. in Stuttgart, meine Mutter Martha Neeff, geb. Werner.

Von Herbst 1895 bis 1902 besuchte ich das Karlsgymnasium zu Stuttgart. Nach einer dreijährigen Lehrzeit in der Stitzenburgapotheke und einem Konditionsjahr in der Johannesapotheke in Stuttgart studierte ich kurze Zeit Pharmazie im W.-S. 1906/07 an der Techn. Hochschule Stuttgart, im S.-S. 1907 an der Universität Tübingen. Dort entschloß ich mich, zum Studium der Naturwissenschaften überzugehen. Nachdem ich am Gymnasium in Baden-Baden die Reifeprüfung im Sommer 1909 bestanden und beim 4. Württbg. Feld-Art.-Regt. 65 in Ludwigsburg von Herbst 1909 bis 1910 als Einjährig-Freiwilliger gedient hatte, setzte ich mein Studium fort zuerst an der Techn. Hochschule in Stuttgart (1910/11), dann an den Universitäten Tübingen (1911/12) und Straßburg i. E. (seit 1912). Am 23. Februar 1914 wurde ich von der mathematischen und naturwissenschaftlichen Fakultät der Kaiser Wilhelms-Universität Straßburg promoviert.

F. Neeff gez.

E. Lanz, Lith. Inst. Berlin.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Fürstlich priv. Hofbuchdruckerei (F. Mitzlaff)
Rudolstadt.